

» 数据分析与模拟丛书

Nicholas J. Gotelli 著

储诚进 王酉石 译

*A Primer of Ecology* (Fourth Edition)

# 生态学导论

—— 揭秘生态学模型

(第四版)

高等教育出版社



» 数据分析与模拟丛书

Nicholas J. Gotelli 著  
储诚进 王西石 译

A Primer of Ecology (Fourth Edition)

# 生态学导论

——揭秘生态学模型

(第四版)



SHENGTAI XUE DAOLUN — JIEMI SHENGTAI XUE MOXING

高等教育出版社·北京

图字：01-2016-3520 号

*A Primer of Ecology, Fourth Edition* by Nicholas J. Gotelli

Copyright © 2008 by Sinauer Associates, Inc.

All Rights Reserved.

This Chinese translation edition is published by Higher Education Press Limited Company with license by Sinauer Associates, Inc.

### 图书在版编目 (CIP) 数据

生态学导论：揭秘生态学模型：第四版 / (美) 尼古拉斯·戈泰利 (Nicholas J. Gotelli) 著；储诚进，王酉石译. -- 北京：高等教育出版社，2016.7

书名原文：A Primer of Ecology (Fourth Edition)

ISBN 978-7-04-045626-4

I. ①生… II. ①尼… ②储… ③王… III. ①生态学-研究 IV. ①Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 125057 号

策划编辑 柳丽丽  
插图绘制 尹文军

责任编辑 柳丽丽  
责任校对 高歌

封面设计 张楠  
责任印制 田甜

版式设计 马敬茹

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街 4 号  
邮政编码 100120  
印 刷 北京人卫印刷厂  
开 本 787 mm × 1092 mm 1/16  
印 张 17  
字 数 310 千字  
购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.hepmall.com.cn>  
<http://www.hepmall.com>  
<http://www.hepmall.cn>  
版 次 2016 年 7 月第 1 版  
印 次 2016 年 7 月第 1 次印刷  
定 价 49.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换

版权所有 侵权必究

物 料 号 45626-00

## 内容提要

从最初“定性的”博物学发展成为今天“定量的”生态学，数学模型扮演了至关重要的作用。如同译者当年一样，很多学生对生态学模型不能说是敬而远之，但确实实是心存畏惧。Nicholas J. Gotelli 的这本著作正是基于大家对生态模型的这种“惶恐”的心理，对种群指数增长模型、逻辑斯谛增长模型、两物种的洛特卡-沃尔泰勒竞争和捕食模型、集合种群模型、岛屿生物地理学、群落演替和生物多样性模型等均做了非常详细的介绍，一步一步揭开罩在这些模型上面的神秘面纱。

本书适合任何对生态学感兴趣并想窥探生态学真谛的人们，尤其是生态学和环境科学专业的本科生、研究生和科研人员。

## 关键词

生态学模型；种群；竞争；群落；演替；岛屿生物地理学；生物多样性

献给我的父母——Mary 和 Jim

# 中译本序

非常高兴能为《生态学导论》一书的中译本写一点东西。本书的第一版于 20 多年前问世，那时我刚开始在佛蒙特大学讲授基本的生态学与进化知识。本书的组织结构和内容与我上课时所用的讲义几乎一样。现在，每年的秋季学期我依然在按照本书的构架教授生态学课程。

自那之后，生态学已经发生了翻天覆地的变化，尤其是在预测气候变化条件下物种地理范围的变化以及生物多样性和生态系统功能关系方面。然而，生态学的核心法则没有变。本导论中所包含的内容与目前人们关心的各类环境问题依然密切相关。

本书试图从数学的角度去解释生态学中的基础法则。尽管数学是一门通用的语言，但是我们需要仔细认真地去解释和描述数学方程的基本假设和预测。母语在这个过程中扮演着至关重要的作用。

我非常感谢中山大学的储诚进。他的主要研究兴趣为植物间相互作用、物种共存、生物多样性维持和气候变化生态学。诚进于 2012 年与我联系，商议本书中文译本的问题。在翻译的过程中，他与我保持着密切的联系，就所遇到的各类问题进行有效的沟通和探讨，甚至于某些英语单词在本书中的特定意义。为了符合汉语的习惯，在不改变原文意思的前提下，诚进改变了书中一些地方词语和段落的顺序。

过去 20 多年我们见证了科学研究的国际化水平的提高，科学合作的触角延伸到地球的几乎所有角落。我期望我们能在某天相遇于地球的一角，交流各自的研究——抑或我们能在一起玩玩音乐。

尼古拉斯·戈泰利  
于美国佛蒙特州伯灵顿  
2015 年 8 月 21 日

# Preface to the Chinese Edition

It is a great honor to write this new introduction to the Chinese translation of *A Primer of Ecology*. I wrote this book over 20 years ago, when I started teaching basic Ecology and Evolution to undergraduate biology majors at the University of Vermont. The organization and content of the book closely follow my lecture notes that were developed for that class, which I still teach every year in the fall semester.

Since that time, there have been many changes in the field of ecology, particularly in the area of forecasting shifting geographic ranges of species in response to climate change, and understanding the relationship between biodiversity and ecosystem function. However, the core principles of the discipline have not changed, and the material presented in this primer is still very relevant to all of the pressing concerns over the environment.

The intent of this book is to explain the mathematical principles that form the foundation of ecological science. Although mathematics is a universal language, the assumptions and predictions underlying mathematical equations must be carefully explained and described. This is best done in one's own native language.

I am extremely grateful to Chengjin Chu, a scholar at Sun Yat-sen University whose research interests include plant–plant interactions, species coexistence and biodiversity maintenance, and climate change ecology. Chengjin contacted me in 2012 with his proposal for a Chinese translation of the Primer. Since then, he has corresponded extensively with me on the text. He has taken careful note of many idiosyncrasies and subtle wordings of the English language in the Primer. He has been careful to modify the wording in some places so that the Chinese translation is correct and proper and fully conveys all of the meaning of the original text.

In the past 20 years, science has become much more international, and our network of scientific collaborators now cover the globe. I hope that our paths will cross one day so that we can discuss your ecological research—and perhaps even play some music together.

Nicholas J. Gotelli  
Burlington, Vermont, USA  
21 August 2015

## 第四版序言

在第四版里，我决定增加一章，即第9章，主要内容是关于物种多样性估测的。虽然这章涉及的统计方面的知识较多，但公式都比较简单，而且介绍的方法也是当前生物多样性研究中常用的。然而，这一章与前面8章在组织结构上差别很大，主要是通过结合模型和数据来构建统计方程。感谢合作者赵莲菊（台湾“清华大学”）、罗伯特·科尔韦尔（Rob Colwell，康涅狄格大学）和亚伦·埃利森（Aaron Ellison，哈佛森林，Harvard Forest）在本章撰写过程中给予的帮助。同时还要感谢伊丽莎白·法恩斯沃思（Elizabeth Farnsworth，新英格兰野生花卉协会）的美妙音乐。

2008年3月  
佛蒙特州伯灵顿



## 第三版序言

在第三版里，我增加了一章新的内容（第8章），向学生介绍生态演替的马尔科夫模型。这个模型为理解群落如何随着时间发生变化提供了一个非常好的框架，而且能与用语言描述的促进、抑制和忍耐模型有机地结合在一起。学生们已经在第3章里学习了矩阵乘法方面的知识，因此很容易理解本章演替的马尔科夫模型。第8章主要侧重于群落生态学，同时应读者的要求，增加了植物方面的内容。

同样，学生所面临的挑战依然是学习如何定量地思考种群和群落。本书介绍的基本概念和方程是现代生态学中很多理论的基础。然而这只是第一步。言语和数学方程本质上是不太容易理解和掌握的。如果要真正地弄清楚这些方程的意思，唯一的途径就是自己去编写计算机程序。计算机编程需要你明白模型的每一个细节，容不得半点含糊。Hilborn 和 Mangel (1997) 的著作非常清楚地向我们展示了这种方法对试图将理论模型和实验数据结合在一起的生态学家而言是多么得有用。

然而，学习编程就如同学习一门外语，仅仅通过生态学基础课程的学习是远远不够的。但总还是有一些捷径可走的。特莱斯·多诺万 (Therese Donovan) 和查尔斯·沃尔登 (Charles Welden) 的新书《生态学、进化生物学和行为学训练：利用电子表格实现种群模型编程和模拟》，教授学生如何利用 Excel™ 表格来构建本书中所有的模型，以及其他多种群遗传学和进化生物学里的模型。这本书为生态专业的学生提供了便利，使得学生们能深入到模型的内部去理解方程的本质，而无需去学习一门新的计算机语言。如果学生们能将这两本书结合在一起学习，那么效果会更好（实际上，对数量生态学家来说，他们的著作本身就是一本非常优秀的工具书）。

史蒂夫·詹金斯 (Steve Jenkins) 和克雷格·罗森伯格 (Craig Osenberg) 分别为第3章和第6章提供了非常好的建议。安迪·塞诺尔 (Andy Sinauer) 和他的职员确保了新添加的内容与之前的内容有机地结合在一起。加里·安特斯明格 (Gary Entsminger) 与我有关生态学模型本质的谈论以及其有关计算机编程方面的建议，使我受益匪浅。这些年里，我还从加里那里偷学了很多吉他片段的曲子。感谢我的妻子玛丽安娜·坎普曼 (Maryanne

Kampmann) 给予我的爱和支持，当我在屋内伏案疾书的时候，她在窗外整理着我们的院落。

2000年10月  
佛蒙特州伯灵顿

## 第二版序言

如果有机会出版第二版，作者们总是试图添加一些新的内容进去。然而，增加新的模型和方程与本书的初衷是背道而驰的：简要介绍种群和群落生态学中的基本模型。在第二版中，虽然我没有添加任何新的模型方面的内容，但是在书的末尾部分加上了一个检索表和一个有关微分方程的简短的附录。

更为重要的是，我对第一版的文字进行了修改提高，并校正了其中的错误，从而使得解释更为清楚。感谢很多学生和老师以“吃螃蟹”的大无畏精神采用了这本书，并将他们的意见反馈给我。尤其要感谢彼得·贝利（Peter Bayley），斯图尔特·博洛克（Stewart Berlocher），卡罗尔·伯格（Carol Boggs）和莎伦·斯特劳斯（Sharon Strauss）与我分享了学生们对本书的反响。托尼·佩克斯（Tony Pakes）将随机增长方程的精髓传授给了我，史蒂夫·詹金斯（Steve Jenkins）和胡安·马斯丁-戈麦斯（Juan Martinez-Gómez）指出了生殖价方程中一个很难被发现的错误。

很多同事对书中的各章节提出了宝贵的意见，包括哈尔·卡斯韦尔（Hal Caswell），罗伯特·科尔韦尔（Rob Colwell），安迪·多波逊（Andy Dobson），列夫·金兹伯格（Lev Ginzburg），鲍勃·霍尔特（Bob Holt），马克·罗莫尼奥（Mark Lomolino），鲍勃·梅（Bob May），珍妮丝·穆尔（Janice Moore），玛丽·普莱斯（Mary Price），鲍勃·里克莱夫斯（Bob Ricklefs），乔·沙尔（Joe Schall），彼得·斯特林（Peter Stiling），尼克·韦泽尔（Nick Waser），颜归燕（音译，Guiyan Yan）。尤其是第5章，我要特别感谢罗伯特·科尔韦尔。这章的组织结构、竞争排除法则的讲解以及“喝奶昔”的比喻都是从科尔韦尔在加州大学伯克利分校所授的本科生课程群落生态学的讲义中直接拿过来的（1980年冬天），我有幸是众多学生中的一员。沙希德·纳伊姆（Shahid Naeem）绘制了本书的封面插画和每章前面的插画，尼尔·巴克里斯（Neil Buckley）更正了书中的语法和印刷错误。安迪·塞诺尔（Andy Sinauer）和他的员工将手稿和插画变成了精美的作品。一如既往，感谢玛丽安娜给予我的爱和支持。

最后一点。很多学院和大学都将本书作为基础和高级生态学课程的教材。然而，一些老师私下里告诉我，虽然他们自己非常喜欢这本书，但是书里的内容对他们的学生来说显得太高深了。当然，我可能会向着自己说话，但是我认

为这种想法会影响学生们学习的态度，同时也是低估了学生们的能力。如果本书中的模型得到合适地解释和讲授的话，那么绝大多数本科生都是能够理解和掌握的，即便没有生态学和数学的基础知识。随着人们环境意识逐渐提高，选上生态学课程的学生会越来越多。理解本书所介绍的生态学法则是解决我们所面临的环境问题的非常重要的第一步。

1998年2月  
佛蒙特州伯灵顿

# 第一版序言

我自己非常喜欢阅读生态学书籍。最近出版的很多著作的文字都非常优美，读起来本身就是一种享受。这些教材覆盖面很广，从种群增长到生态系统生态学和保护生物学，内容从理论的、实验的到应用方面的。书的后面还附上上百篇的参考文献，从我们熟知的经典工作到当今最前沿的研究。彩色的照片，精致的图形，柔美的字体，包装非常精美。唯一不足的是它们都有着百科全书般的厚度和对学生而言不菲的价格。

尽管如此，这些新出版的教材却没能帮助学生解决生态学学习中最大的一个难题：理解数学模型。很多教材压根就没有包括与数学和定量分析方面的内容，有些也只是蜻蜓点水般地进行了简要的介绍。更保守一些的教材（授课老师）确实涵盖了数学模型，但是却错误地假设数学模型本身是不证自明的，忽略模型具体的推导过程，也未能明确简要地向学生介绍模型的前提假设和预测。

我最不能忍受的是这些教材对种群指数增长模型的处理方式。指数模型是绝大部分种群和群落模型的基础，通过它可以向学生介绍很多的生态学概念，比如连续/离散的种群增长、种群大小 ( $N$ )、增长率 ( $dN/dt$ )、每员增长率 ( $(1/N)(dN/dt)$ )。如果不将这些概念理解透彻，那么学生是无法掌握更复杂的模型的。然而，绝大部分的教科书对种群指数增长模型都只有几页、甚至是几段的篇幅。

## 本书的组织结构

对当前生态学教材的不满意促使我下决心“另起炉灶”。在本书中，我尽可能简要但同时又非常详尽地呈现出种群和群落生态学中最为常见的数学模型。每章的组织结构如下：

## 模型介绍和预测

模型都是从最最基本的数学方程式一步一步推导出来的，因此学生们非常清楚方程是如何得到的。一方面，强调基本方程的重要性，另外一方面以

“表达式”的形式给出了推导过程中的中间步骤，这样学生们就清楚了我们是如何从 A 点到 B 点的。在介绍完了模型之后，进而对模型的预测进行了解释。我尽可能地利用图形的方法，因为图形比方程的数值解更直观更具启发性。虽然本书中绝大部分的模型都是连续微分方程，但是学生们无需对方程进行积分或求导。相反，我强调的是模型中变量的生物学意义，以及当这些变量发生改变时会如何影响模型的预测。每章的这部分内容在几乎所有入门级的生态学课程中都会有不同程度的介绍。

## 模型假设

列出了方程背后的数学和生物学假设。虽然绝大部分的教科书里面通常都有这部分内容，但是经常都是散落或隐藏在文字里。

## 模型变体

通过放松模型关键假设中的一个或几个，可以得到一些与基本模型相关的、通常更为复杂的模型。在这部分内容里，我包含了一些适合高年级本科生或研究生的主题，包括环境和种群统计随机性模型，阶段结构化种群增长，非线性捕食者-猎物等值线，同功能群捕食和被动取样模型。

## 实例

针对模型介绍两到三个野外实例研究。这些例子都是在野外实际测量了与模型相关的参数，虽然很多时候不太容易找到这样的例子。通常，当模型未能成功预测出自然界中的模式的时候，就有可能发现一些更为有趣的东西。

## 问题

让学生有机会去使用方程。虽然这些练习都是高度简化的“故事问题”，但是这些练习能教会学生如何将模型的抽象概念应用到实际的实验数据上，增强对方程的直观理解。同时提供了这些问题的答案。针对模型变体的拓展题以星号标示。

符号和变量的名字通常是让学生感到困惑的地方之一。我尽可能采用绝大部分教科书所采用的符号，但是出于连贯性的考虑偶尔会做一些改变。本书的

参考文献非常少，主要是用来给出模型和实例的出处。首次出现的术语以黑体的形式表示，同时在“术语汇编”里对其有更为详细的解释。附录部分介绍了微分方程在生态学中的作用以及如何使用它们。

## 本书的内容

第1章到第4章介绍的是单物种模型，第5章到第7章为两物种或多物种模型。在第1章里，从最最基本的数学方程式开始详细地介绍了指数增长模型。较高级的内容包括环境和种群统计随机性。第2章，通过引入密度依赖的出生率和死亡率，在指数模型的基础上构建了逻辑斯谛增长模型。同时还介绍了包含混沌的离散增长模型，以及容纳量发生随机性和周期性变化的增长模型。第3章介绍的是包含年龄结构的种群指数增长模型。较高级的内容包含了欧拉方程的推导、生殖价和阶段结构化的矩阵模型。

第4章反映了我自己对集合种群模型方面的兴趣。这些模型放松了“无个体迁移”的不合理假设，是开放种群最简单的模型。集合种群中种群的拓殖和灭绝，非常类似于局域种群中个体的出生和死亡。同时，单物种的集合种群模型与第7章介绍的麦克阿瑟-威尔逊岛屿生物地理学模型在概念上有着非常紧密的重要的联系。尽管有关集合种群的内容才开始在教科书中出现，但它们是研究破碎化景观中种群动态的非常重要的工具，因此可能对保护生物学有着重要的应用价值。

第5章和第6章是标准的两物种竞争和捕食模型，同时也介绍了一些更为复杂的具有非线性等值线的模型。第5章构建了一个功能团内捕食模型，其中物种同时扮演着捕食者和竞争者的角色。第6章讨论了宿主-寄生物模型，并简要介绍了有关种群周期循环方面的问题。这两章均强调了状态-空间示意图在生态学建模中的重要作用。第7章，作为物种-面积关系的一种可能的解释机制，我们先介绍了麦克阿瑟-威尔逊平衡模型。同时，我们还介绍了另外两种可能的解释机制：生境多样性和被动取样模型。

## 经典著作的影响

早期的两本生态学教材对本书影响甚巨。第一本是爱德华·威尔逊 (E. O. Wilson) 和沃尔特·博塞特 (W. H. Bossert) 的《种群生物学导论》。自1971年第一次出版以来，已有成千上万的学生使用过这本著作。这本书曾引导和帮助一整代学生去学习生态学和种群遗传学中的数学方法。第二本是罗伯特·梅 (R. M. May) 编著的《理论生态学》。梅的著作作为我这本书中的第1、

2、5 和 6 章提供了很好的框架，而这些章节的内容在梅的书里有更为详细的介绍。

但显而易见，本书并未涵盖生态学的所有方面。由于比较简洁而且篇幅较短，生态学里很多不易通过简单数学模型来介绍的重要主题没有出现在本书中。我期望本书简洁的版式和不贵的价格能使其成为一本好的辅助教材。如果这本书有助于学生理解生态学中数学模型的构建过程和应用以及模型本身的不足，那么我就达到了写这本书的初衷。

## 写给授课教师

首先，本书可以作为本科生导论课程的辅助教材。“模型介绍和预测”和“模型假设”部分假定学生只学习过一个学期的微积分课程，甚至已经将所学的微积分知识忘记得差不多了。我在佛蒙特大学开设的生态学导论课上（多于 100 个学生），讲授了第 1、2、3、5、6 和 7 章中所有基本的内容。尽管我没有讲第 4 章的方程，但我确实向学生介绍了集合种群的基本法则和一些实例研究。所有章节中未被星号标记的题目适合于这类介绍性的课程。

其次，我在群落生态学课上也使用这本书（少于 25 个学生），授课的对象是高年级的本科生和研究生新生。在这门课上，我把每章介绍性的材料当作简略的综述，而把更多的时间安排在模型变体上。这部分高级的内容假定学生对微积分有基本的理解，了解基本的统计学概念，比如概率、平均值和方差。对于第 3 章的内容来说，如果具有矩阵代数的知识，那么将是非常有帮助的，但这不是必需的。每章末尾的所有问题（星号标记或未标记）都适合于该课程。

我希望这本书能对两类教师有所帮助。第一类为那些倾向于采用定量方法的老师，比如我自己，可能会将本书作为一个模板：如何从最最基本的地方开始构建生态学模型。对于这类课程，多做一些相关的练习题是非常重要的，每章后面的绝大多数问题都可以直接作为考试题目。

另外一类老师可能并不希望在模型上花费太多的时间。对于这些课程，本书可以作为辅导材料，让学生自己去了解模型的一些细节方面的内容。在这种情况下，老师可能希望将重点放在模型假设和实例研究上，而忽视每章后面的问题。

生态学教科书体积越来越大，价格越来越贵，使得很难去判断一本辅助性质教材的价值。然而，本书和市面上标准的教科书旗鼓相当，但是那些教科书没有给予数学模型应有的重视。我希望《生态学导论——揭秘生态学模型》这本书能使你的教学更容易一些，能帮助你的学生们更好地理解生态学模



型。对我来说，这一直是我在讲授生态学课程时所面临的最大的挑战，但同时也是我受益最多的地方。

1994年2月28日

5°33'20"N, 87°02'35"W

哥斯达黎加可可岛