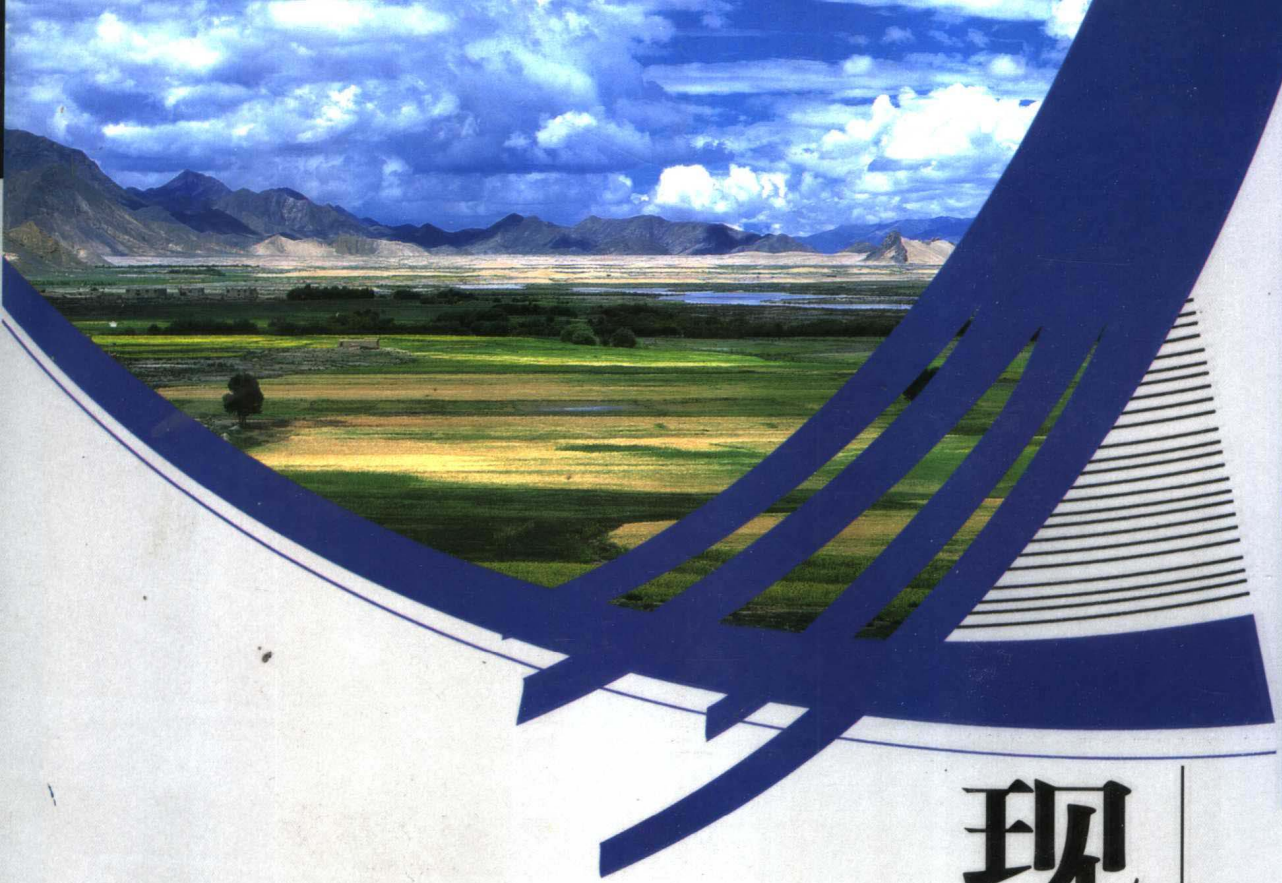




中国科学院研究生教学丛书



# 现代生态学

戈峰 主编

(第二版)

 科学出版社  
[www.sciencep.com](http://www.sciencep.com)

中国科学院研究生教学丛书

# 现代生态学

(第二版)

戈 峰 主编

科学出版社

北 京

## 内 容 简 介

本书为中国科学院研究生院生态学专业研究生教材。按照生态学从微观到宏观发展的层次,分述分子生态学、生理生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学、系统生态学和应用生态学。简要阐明生态学的基本原理,介绍生态学研究的基本方法,系统论述国内外最新研究进展,指出生态学未来发展方向。本书始终贯穿理论与方法结合,基础与前沿并重,着眼于提高分析问题与解决问题的能力。

各章包括学习要点、基本概念、正文、思考题和参考文献5个部分。书末收录中国科学院研究生院生态学课程考试试题。

### 图书在版编目(CIP)数据

现代生态学/戈峰主编. —2版. —北京:科学出版社,2008  
(中国科学院研究生教学丛书)  
ISBN 978-7-03-021064-7

I. 现… II. 戈… III. 生态学-研究生-教材 IV. Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第017351号

责任编辑:王海光 高 侃 李 锋 盖 宇 范淑琴  
责任校对:陈丽珠 宋玲玲/责任印制:钱玉芬/封面设计:福瑞来书装

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号  
邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双 青 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2002年10月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2008年3月第 二 版 印张:41 1/4

2008年3月第五次印刷 字数:953 000

印数:7 501 10 500

定价:68.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

## 第二版前言

本书自 2002 年出版以来深受读者的喜爱,至 2007 年底已印刷 4 次,发行数量达 7500 册。考虑到近五年来生态学发展非常迅速,出现了一些新的生态学理论和方法,经与科学出版社商议,有必要修订再版。

本次修订是在保持原有特色的基础上,根据现代生态学发展趋势,增加了化学生态学、入侵生态学、恢复生态学、全球变化生态学、生态系统服务功能等分支学科,同时补充了生物与环境、群落的分类与主要类型、自然保护区等内容,以完善生态学的学科体系,保持本书的系统性和先进性。

本书第二版是以《现代生态学》第一版的编者为主进行修订编写,其中戈峰博士修订编写第二、七、八、九、十、二十七章,李典谟研究员修订编写绪论、第二十六、二十八章,王德华博士修订编写第三章,郝树广博士修订编写第十二、十三、十四、十五、十六章,蔡晓明教授修订编写第十七、十八、十九、二十、二十一、二十二、二十三章,欧阳志云博士修订编写第二十四、三十二章和第三十三章,张德兴博士修订编写第一章,蒋志刚博士修订编写第五章,蒋高明博士、张传领博士修订编写第四章并撰写第三十章,于顺利博士修订编写第十一章,于贵瑞博士、王秋凤博士修订编写第二十五章,闫凤鸣博士撰写第六章,李迪强博士撰写第二十八章第三、四节,万方浩博士、褚栋博士撰写第二十九章,于贵瑞博士、胡中民博士、郑泽梅博士撰写第三十一章。最后由戈峰博士负责组织统稿。各作者在本书中所做的贡献均在各章后面有所标示。

本书特别感谢参考文献中的各位作者,尤其向由于篇幅有限,有些在文中已经引用而没有标示的作者致以崇高的谢意。

尽管本书第二版与上一版有很大程度的提高,但生态学博大精深,所修订的内容仍有提升的空间。在编写和统稿过程中,也难免存在这样或那样的缺点与错误。敬请有关专家和读者批评指正。

戈 峰

2007. 9. 18

# 第一版前言

生态学作为一门研究生物与环境相互关系的科学,自 20 世纪 60 年代人类面临人口、资源、环境等一系列问题以来,它已成为一门应用性很强,由多学科交叉的综合性的基础学科。

近年来,编者一直在中国科学院研究生院讲授生态学。该课程多次被中国科学院研究生院评为优秀课程,2000 年又荣获了“华为奖教金”。学习生态学的研究生也越来越多。据统计,2000 年之前,中国科学院研究生院每学期选修生态学课程的硕士生、博士生为 60~80 人,2000 年上升为 126 人,2001 年达到 202 人。他们对生态学研究教材的渴求,促使我们萌发编写研究生教材的愿望。的确,编者在教学过程中,深感缺乏一本符合当代生态学专业研究生教学需要的、能体现 21 世纪生态学发展趋势的简明教材。为此,在中国科学院研究生教学丛书编委会支持下,我们在繁重的科研工作同时,通过大量的收集和浏览国内外重要生态学文献和书籍,结合自己多年来从事生态学研究教学的体会,分工编写了本书。

本书是按照生态学从微观到宏观发展的顺序,依次以分子生态学、生理生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学为主线,辅以系统生态学和应用生态学两个应用性较强的分支学科,简明扼要地阐明现代生态学的基本原理,科学地分析生态学研究的基本方法,系统地论述国内外最新研究进展,提出了未来生态学发展的方向,整个内容体现了生态学的基础性、方法性、前沿性和启发性。

为了便于研究生的学习,本书在每章的编写过程中,包括学习要点、基本概念、正文、思考题和参考文献 5 个部分。其中:每章(个别节)之前的学习要点,介绍了该章学习的重点和掌握的要点;基本概念相当于名词解释,对该章重要的概念进行论述;每章之后,附有思考题和参考文献,供研究生们学习思考,以拓宽他们的生态学知识。读者对象为生态学专业研究生,编写时力求简明扼要,提纲挈领,是本书的另一特点。

本书以承担中国科学院研究生院“生态学基础”课程的教师为主编写,其中戈峰博士撰写种群生态学第四、五、六、七章各节和应用生态学的第二十六章、第三十章各节,李典谟研究员撰写绪论、系统生态学的各章节和应用生态学的第二十八章各节,王德华博士撰写动物生理生态学各节,郝树广博士撰写群落生态学各章节,蔡晓明教授撰写生态系统生态学各章节,欧阳志云博士撰写景观生态学各节和应用生态学的第二十七章各节,张德兴博士撰写分子生态学各节,蒋志刚博士撰写行为生态学各节,蒋高明博士撰写植物生理生态学各节,于顺利博士撰写植物种群生态学各节,于贵瑞博士撰写应用生态学的第二十九章各节。最后由戈峰博士负责组织统稿。本书编者都具有博士学位或高级职称,多年来一直从事生态学研究教学工作,具有丰富的生态学理论知识和生态学研究经验,并且在生态学某一领域有较深的造诣,了解生态学发展的趋势,知晓生态学学习与研究的方法。因此本书始终贯穿理论与方法结合,基础与前沿并重,着眼于提高读者分析问题与解决问题

题的能力,这是本书的又一特点。

正因为如此,本书取名为《现代生态学》。她并不是一门什么新的生态学科,而是倾注着编者对 21 世纪生态学内涵与发展的一些初步见解,旨在于抛砖引玉。此外,尽管本书编者多年来一直从事生态学的研究与教学,但编写研究生的教材尚属首次。在编写和统稿过程中,也难免存在这样或那样的缺点与错误。敬请有关专家和读者批评指正。

本书得到中国科学院研究生教材出版基金的资助。中国农业大学沈佐锐教授在百忙之中审阅了本书初稿,在此表示衷心感谢!

戈 峰

2002. 6. 18

# 目 录

## 第二版前言

## 第一版前言

绪论	1
一、生态学的定义	1
二、生态学的研究内容与研究方法	2
三、生态学的发展	4

## 第一篇 分子生态学

第一章 分子生态学	8
第一节 分子生态学概述	9
第二节 分子生态学的理论基础	12
第三节 分子生态学的研究方法	24
第四节 分子生态学研究的的发展趋势	32

## 第二篇 生理生态学

第二章 生物与环境	36
第一节 环境与生态因子	36
第二节 生态因子作用规律与特点	37
第三节 主要环境因子的生态作用及生物适应	40
第四节 食物的生态作用与特点	44
第三章 动物生理生态学	48
第一节 动物生理生态学概述	50
第二节 适应与进化	51
第三节 动物的能量代谢	56
第四节 动物的体温调节与适应	67
第五节 生物气候规律	76
第六节 食草动物的消化对策	78
第七节 动物能量学与种群生物学	83
第八节 发展趋势	86
第四章 植物生理生态学	94
第一节 植物生理生态学概述	95
第二节 光的生态作用	97
第三节 自然胁迫环境与植物	102
第四节 植物对 CO <sub>2</sub> 浓度升高的响应	108

第五节 发展趋势与展望	113
-------------	-----

### 第三篇 行为生态学与化学生态学

<b>第五章 行为生态学</b>	117
第一节 行为的生态适应意义	118
第二节 行为的遗传	119
第三节 行为的节律	122
第四节 社会行为	124
第五节 行为的优化	131
第六节 行为策略及其进化稳定性	135
第七节 行为的系统发生	140
第八节 研究方法与发展趋势	142
<b>第六章 化学生态学</b>	150
第一节 化学生态学概述	150
第二节 信息化学物质及化学感受机理	152
第三节 植物的他感作用	157
第四节 动物种内的化学通讯	159
第五节 动植物种间的化学联系	161
第六节 研究方法与发展趋势	165

### 第四篇 种群生态学

<b>第七章 种群的空间动态</b>	172
第一节 种群生态学概述	172
第二节 种群的空间分布图式	174
第三节 种群空间格局的地统计学分析	177
第四节 集合种群分析	179
<b>第八章 种群的数量动态</b>	182
第一节 种群密度的估计	183
第二节 种群的基本参数	186
第三节 生命表特征及分析	188
第四节 种群增长的数学描述	197
第五节 种群的指数增长	198
第六节 种群的逻辑斯谛增长	201
第七节 植物种群动态模型	204
第八节 $r, K$ 对策	205
<b>第九章 种间的相互作用</b>	208
第一节 种间相互关系类型	208
第二节 种间的竞争作用	211
第三节 捕食者与猎物种群的相互作用	220



第四节	寄生物与宿主种群的相互作用	230
第五节	种间的协同进化	234
<b>第十章</b>	<b>种群调节理论</b>	240
第一节	种群调节的概述	240
第二节	外源性因子调节学说	242
第三节	内源性因子调节学说	245
第四节	植物的密度效应与种内竞争	248
第五节	现代种群调节理论	249
<b>第十一章</b>	<b>植物种群生态特征</b>	252
第一节	植物种群生态学概述	253
第二节	种群生态学中的构件理论	255
第三节	土壤种子库生态学	258
第四节	克隆植物生态学	264
第五节	植物种群的繁殖生态学	267
第六节	种子质量的生态学	269

## 第五篇 群落生态学

<b>第十二章</b>	<b>群落的概念、组成与结构</b>	276
第一节	群落生态学概述	277
第二节	群落的组成	280
第三节	群落的结构	284
第四节	影响群落结构的因素	294
<b>第十三章</b>	<b>群落的演替</b>	299
第一节	群落演替的概念与类型	299
第二节	群落演替的特征与控制因素	301
第三节	群落演替的过程与实例	304
第四节	顶极群落	306
第五节	机体论和个体论的演替观	308
<b>第十四章</b>	<b>群落多样性</b>	311
第一节	群落丰富度及其影响因素	311
第二节	群落多样性与稳定性	317
第三节	生物多样性与群落功能关系	324
<b>第十五章</b>	<b>群落分析</b>	329
第一节	生物群落的数量特征	329
第二节	种间关联	330
第三节	生态位测度	332
第四节	群落排序	334
第五节	群落聚类分析	337

<b>第十六章 群落的分类与主要类型</b> .....	340
第一节 群落的分类与命名.....	340
第二节 陆地生物群落类型.....	343
第三节 陆地生物群落的分布格局.....	346

## 第六篇 生态系统

<b>第十七章 生态系统的基本概念与特征</b> .....	352
第一节 生态系统的概念.....	352
第二节 生态系统基本特征.....	355
第三节 生态系统模型.....	356
第四节 生态系统研究的发展趋势.....	357
<b>第十八章 生态系统的组成要素、结构及原理</b> .....	361
第一节 生态系统组成要素与作用.....	361
第二节 生态系统的结构.....	363
第三节 生态系统开放、整体性原理 .....	366
第四节 生态系统主要类型与特点.....	367
第五节 讨论与展望.....	368
<b>第十九章 生态系统中的物种流[动]</b> .....	370
第一节 物种流[动]的基本概念.....	370
第二节 物种流动对生态系统影响.....	371
第三节 植物的种子流.....	372
第四节 动物的迁移.....	374
第五节 物种流动研究的发展趋势.....	377
<b>第二十章 生态系统中的能[量]流[动]</b> .....	379
第一节 能流模式与特征.....	379
第二节 生态系统中的初级生产.....	381
第三节 生态系统中的次级生产.....	387
第四节 能量动力学分析.....	389
第五节 应用稳定性同位素检测能流和物流的踪迹.....	391
第六节 研究热点.....	392
<b>第二十一章 生态系统的物质循环</b> .....	395
第一节 物质循环概述.....	395
第二节 水的生物地球化学循环.....	397
第三节 碳、氮、磷和硫的循环.....	399
第四节 有毒物质的迁移和转化.....	405
第五节 生态系统的营养物质收支.....	412
第六节 当前研究热点.....	414
<b>第二十二章 生态系统中的物质分解</b> .....	417
第一节 物质分解的基本概念.....	417

第二节	有机物质的分解过程·····	419
第三节	研究热点与展望·····	423
<b>第二十三章</b>	<b>生态系统的信息流动</b> ·····	425
第一节	生态系统信息的特点及流动环节·····	425
第二节	信息化的植物亚生态系统·····	428
第三节	信息化的动物亚生态系统·····	431
第四节	发展趋势·····	433

## 第七篇 景观生态学与全球变化生态学

<b>第二十四章</b>	<b>景观生态学</b> ·····	435
第一节	景观和景观生态学·····	435
第二节	景观生态学的一般原理·····	438
第三节	景观结构与生态过程·····	439
第四节	景观生态学数量研究方法·····	443
<b>第二十五章</b>	<b>全球变化生态学</b> ·····	452
第一节	全球变化与全球变化生态学·····	452
第二节	主要研究内容·····	457
第三节	主要研究方法与技术·····	461
第四节	主要模型及其特点·····	465
第五节	研究的发展方向·····	467

## 第八篇 系统生态学

<b>第二十六章</b>	<b>系统生态学</b> ·····	471
第一节	概念与定义·····	471
第二节	生态系统建模及分析·····	473
第三节	几种不同的建模方法·····	474
第四节	模型的参数估计·····	479
第五节	模型的特性分析·····	483
第六节	发展趋势·····	486

## 第九篇 应用生态学

<b>第二十七章</b>	<b>应用生态学原理与方法</b> ·····	490
第一节	应用生态学概述·····	490
第二节	应用生态学的基本原理和规律·····	491
<b>第二十八章</b>	<b>生物多样性</b> ·····	497
第一节	生物多样性的概念·····	497
第二节	生物多样性的价值和保护途径·····	498
第三节	自然保护区类型与功能·····	501
第四节	保护区设计的基本原则与系统保护规划·····	507

<b>第二十九章 入侵生态学</b> .....	515
第一节 入侵生态学概述.....	515
第二节 入侵生态学的研究内容与理论基础.....	517
第三节 入侵生态学的重要研究方法与技术.....	524
第四节 入侵生态学的研究现状与发展趋势.....	528
<b>第三十章 恢复生态学</b> .....	533
第一节 恢复生态学的概念和定义.....	533
第二节 恢复生态学原理.....	535
第三节 恢复生态学方法与技术.....	539
第四节 恢复生态学的主要技术与典型案例.....	542
第五节 恢复生态学的发展趋势.....	547
<b>第三十一章 生态系统管理</b> .....	553
第一节 生态系统管理概念及其发展史.....	553
第二节 生态系统管理的科学问题与目标.....	556
第三节 生态系统管理的基本原理.....	558
第四节 生态系统管理的基本方法.....	561
第五节 生态系统管理的发展方向.....	569
<b>第三十二章 生态系统服务功能</b> .....	571
第一节 生态系统服务功能的提出与发展.....	571
第二节 生态系统服务功能的内涵.....	573
第三节 生态系统服务功能类型.....	576
第四节 典型生态系统服务功能及其评价指标.....	577
第五节 生态系统服务功能经济价值评价方法.....	583
<b>第三十三章 可持续发展生态学</b> .....	589
第一节 可持续发展概念与内涵.....	589
第二节 社会-经济-自然复合生态系统原理.....	593
第三节 生态规划.....	596
第四节 生态工程.....	615
第五节 产业生态学与生态产业.....	619
<b>附录</b> .....	628
<b>生态学名词中文索引</b> .....	639

# 绪 论

## 学习要点

1. 理解生态学的定义。
2. 了解生态学的发展过程。
3. 掌握现代生态学发展的趋势。

## 一、生态学的定义

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”。因此,从字义来看,生态学是研究“生活所在地”的生物,即研究生物和它所在地关系的一门科学。

1869年赫克尔(Haeckel)首先对生态学做了如下定义:生态学是研究生物有机体与其周围环境(包括生物环境和非生物环境)相互关系的科学。之后,英国著名的生态学家埃尔顿(Elton, 1927)称生态学为“研究科学的自然历史”。表明当时的生态学研究着重于个体生态学。

1954年,澳大利亚生态学家安德列沃斯(Anderewarth)将生态学定义为“研究生物有机体分布与多度的科学”。1972年,加拿大生态学家克雷布斯(Krebs)进一步将该定义扩展为“研究生物有机体分布与多度及其相互作用关系的科学”。说明此时的生态学研究重点转向种群生态学。

到20世纪70年代,美国生态学家奥德姆(Odum)认为生态学是研究生态系统结构与功能的科学。我国著名生态学家马世骏教授也提出了生态学是研究生命系统与生态系统相互关系的科学。反映了这时的生态学发展重点转移到了生态系统生态学。

奥德姆(Odum, 1971)还在其著名的著作《生态学基础》引言中提到: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”。综上所述,尽管生态学这个名词的提出已有一百多年的历史,然而“生态学是研究生物及其环境关系的科学”的论断,是普遍被科学家们所接受的。

在人类历史的早期,朴素的生态学思想已经萌芽,亚里士多德(Asistotle)和古希腊时代其他哲学家的著作,实际上都包含了某些生态学内容。自第二次世界大战以后,由于科学技术的飞速发展,促进了工业的快速增长,人类的物质文明也达到了新的高峰,与此同时,工业发展、经济增长也带来了资源竞争、工业污染及生态环境的恶化等问题,因此协调人与自然的的关系,寻求全球可持续发展的途径已成为当今社会面临的迫切问题。1992年各国首脑聚集在巴西,召开了著名的“环境与发展大会”,发表了“里约热内卢宣言”,并在序言中庄严宣告:“人类处于普受关注的可持续发展问题的中心。他们应享有以与自然相和谐的方式过健康而富有生产成果的生活的权利”。联合国及各国政府,已把生态学的基本原则看作是社会可持续发展的理论基础。这无疑对当代生态学

的发展是一个严峻的挑战。

## 二、生态学的研究内容与研究方法

### 1. 研究内容

作为研究生物及其环境相互作用关系的生态学学科，本是生物科学的一个分支学科，但在 20 世纪 60 年代人类面临一系列挑战性问题后，一跃而成为世人瞩目的、多学科交叉的综合性学科。传统的生态学认为，“生态学是研究以种群、群落、生态系统为中心的宏观生物学。”“生态学研究的最低层次是有机体”。然而由于 1992 年《分子生态学》杂志的创刊，标志着生态学已进入分子水平。因此现代生态学研究的范畴，按生物组织水平划分，可从分子、个体、种群、群落、生态系统、景观、直到全球。

若按研究的对象分类，生态学又可分为动物生态学、植物生态学、微生物生态学等；若按栖息地类型分，又可分为森林生态学、草地生态学、海洋生态学、淡水生态学等；若按生态学与其他学科相互渗透、交叉形成新的分支学科，于是又可分为数学生态学、化学生态学、生理生态学、经济生态学、进化生态学等；按生态学应用的门类来分，它们又可以分成农业生态学、资源生态学、污染生态学等；最后，若按研究方法分，还可以分成理论生态学、野外生态学、实验生态学等。

本书根据现代生态学向宏观和微观两个方向发展的趋势，按照生态学从微观到宏观发展的顺序，依次以分子生态学、生理生态学、行为生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学、全球变化生态学为主线，辅以系统生态学和应用生态学两个应用性较强的分支学科，其中在应用生态学中，包括生物多样性、入侵生态学、恢复生态学、生态系统管理、生态系统服务功能等分支学科，从而形成了现代生态学的研究内容（图 1）。

分子生态学→生理生态学→行为生态学→种群生态学→群落生态学→生态系统生态学→景观生态学→全球变化生态学+系统生态学和应用生态学（生物多样性、入侵生态学、恢复生态学、生态系统管理、生态系统服务功能）

图 1 现代生态学的研究内容

### 2. 研究方法

当今生态学已发展成为庞大的学科体系，特别是近十几年来，它的一个显著特点是向微观和宏观两个方向发展。因此生态学的研究方法也越来越繁杂，且有许多与邻近学科相同。本书将介绍主要的研究方法，重点是生态学所独有的特殊方法。

（1）野外观察和定位站：从生态学发展史来讲，野外研究方法是首先产生的，并且是第一性的。至今，在生态学研究，野外研究无疑仍然是主要的。在这方面，过去长期存在着争议，一些学者认为生态学只有通过实验研究，才能从描述性的阶段，发展为实验性的，从而能够获得可重复的、科学性的结论；另一派学者则认为生物在自然状况下的生活完全不同于在实验室里，经过人工种植捕捉、操作，生物的生理、生态和行为特征有很大的改变，因此实验研究法对于生态学是完全不适用的。近代生态学的发展，越来越表明野外观察和实验室研究是促进生态学发展的两个最基本的手段。它们是相辅

相成的，正是它们的有机结合促进了生态学的飞跃发展。

自 20 世纪 80 年代开始“国际地圈-生物圈计划”（International Geosphere-Biosphere Programme, IGBP）启动以来，全球变化已成为生态学研究热点。研究全球变化需要较大的时间和空间的尺度，这就需要在较大范围里分别建立长期定位观察站。美国首先建立了长期生态研究网络 [U. S. Long-Term Ecological Research (LTER) network]。这研究网络的主要目的是在较大的地理区域里促进不同学科的合作研究。美国长期生态研究网络覆盖的区域包括热带森林、极地苔原、温带森林和沙漠。这些定位站的海拔高度从海平面一直延伸到 4000 m 以上，范围从南极到北极。1993 年召开了第一次国际长期生态研究学术讨论会，会议的目的是促进科学家和数据、资料的交流，以及全球尺度上的比较和建模。从 20 世纪 80 年代开始，中国科学院也开始启动了“中国生态系统研究网络”的项目，在全国选择了包括农田、森林、草原、湖泊和海洋生态系统等 33 个野外定位站组成了网络。这个网络的主要目的是对这些生态系统及其环境因子进行长期监测，研究这些生态系统的结构、功能和动态，以及自然资源的持续利用。

(2) 实验方法：生态学中的实验方法主要有原地实验和人工控制实验两类。原地实验或野外实验是指自然或半自然条件下通过某些措施，获得某些因素的变化对生物的影响。例如可以通过围栏研究放牧和不放牧对草原蝗虫群落结构的影响，又如在田间通过罩笼研究自然条件下棉铃虫的发育和死亡。人工控制实验是在受控条件下研究各因子对生物的作用，例如应用人工气候箱研究不同的温湿度对昆虫发育和死亡的影响等。

由于分子生态学的发展，各种分子标记技术越来越多地应用到实验生态学研究中来，20 世纪 60 年代出现了同工酶 (isozyme) 标记，80 年代出现了多种 DNA 分子标记，90 年代，高度可变微卫星位点 (hyper variable microsatellite) 的大量发现，由于其具有单位点、共显性、高灵敏度等优点，使得微卫星分子标记成为遗传标记中又一强有力的工具。分子标记方法已在生态学中有广泛应用。应用之一是来阐明种群迁飞、扩散的路线，确定种群的源 (source) 和汇 (sink)，例如用线粒体和细胞核 DNA 标记的序列分析证实欧洲大陆的沙漠飞蝗种群来自两个不同起源地，即非洲和中东地区，指出了它们的迁移路线和交汇中心。应用之二是来研究动物的性行为，例如英国 Bell 博士用分子标记方法研究兔子性行为，发现下一代成熟的雄性都离窝出走，而雌性多半都留在窝里，用这种方式避免了它们之间的近亲交配。

(3) 数学模型与数量分析方法：1977 年，著名生态学家皮洛 (Pielou) 在其著作《数学生态学引论》前言中曾说，“生态学本质上是一门数学”。虽然这句话有其片面的地方，然而却指出数学模型与数量分析方法在生态学中的地位。

20 世纪 60 年代以后，有两个重要因素对生态模型的发展起到了至关重要的作用。一个是电子计算机技术的快速发展；另一个是工业化高速的发展，人们日益认识到保护环境的重要性，对环境治理、资源合理开发、能源持续利用越来越关心。面对这些复杂生态系统的研究，只有借助于系统分析及计算机模拟才能解决诸如预测系统的行为及提出治理的最佳方案等问题。20 世纪 70 年代，在国际生物学计划 (IBP) 的促进下，30 多年来，经过 K. E. Watt, G. M. Van Dyne, C. S. Holling, H. T. Odum, B. C. Patten 等生态学家的创造性的工作，形成了一门新兴的生态学分支学科——系统生态学。系统生态学的产生，被著名生态学家 E. P. Odum 誉为“生态学中的革命”。诺贝

尔奖得主朱隶文预言：“在今后的几十年中，一部分物理学将会和一些生命科学结合起来——这意味着系统分析和数学模型将占有越来越重要的地位”。

在生态学试验和数据分析中应用广泛的是生物统计方法。Gosset 1908 年以“Student”为笔名将“*t*-检验”发表在“Biometrika”上，他在这篇文章中说：“任何实验可以作为是许多可能在相同条件下作出的实验的总体中的一个个体。一系列的实验则是从这个总体所抽得的一个样品”。因此，可以说每一次实验和观察，都离不开统计处理。生态学的实验，特别是野外实验，由于可控性较差，因而带来的误差也较大，所以正确的运用生物统计方法对得到科学的结论是十分重要的。生物统计方法已有很多专著介绍，读者可参阅有关著作。

生态学的主要研究途径如图 2 所示，主要包括调查与观察、实验测定和理论分析三个方面。其中，野外观察与调查是生态学研究的基本方法。很多的理论和生产实践都来自于野外或田间的实际观察与调查，同时也是产生科学假设的根源。室内实验测定能够进一步完善野外或田间的调查与观察，检验科学理论和假设，是生态学研究的重要途径。理论分析则是野外或田间观察与室内实验的进一步升华，解释观察到的现象和试验结果，指导的生产实践与环境保护。

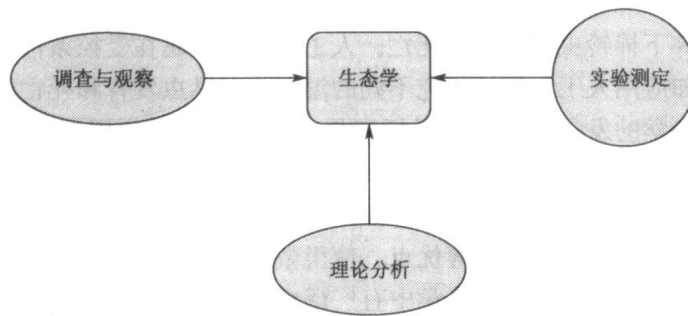


图 2 生态学的主要研究途径

### 三、生态学的发展

我们可以把生态学的发展分为经典生态学和现代生态学两个时期，它们的分界线可以说是在 20 世纪的 60 年代。

#### 1. 经典生态学

经典生态学经历了建立前期和成长期两个阶段。

公元前 5 世纪到公元 16 世纪欧洲文艺复兴时期是生态学思想的萌芽期。人类在和自然的斗争中，已认识到环境和气候对生物生长的影响，以及生物和生物之间关系的重要性。例如《诗经》里动物之间关系的描述，古希腊哲学家亚里士多德对动物不同类型栖息地的描述，都孕育着朴素的生态学思想。

然而生态学的真正成长期是从 17 世纪开始的，鲍尔 (Boyle) 1670 年发表了大气压对动物影响效应的试验，是动物生理生态学的开端。法国的雷莫 (Reaumur) 1735



年发表了6卷昆虫学著作，记述了许多昆虫生态学的资料；其后，马尔萨斯（Malthus, 1803）发表了著名的“人口论”，阐明了人口的增长与食物的关系。Liebig（1840）发现了植物营养的最小因子定律；达尔文（1859）发表了著名的《物种起源》，赫克尔（1869）提出了生态学的定义，后来德国的摩比乌斯（Mobius, 1877）提出生物群落的概念；1896年斯洛德（Schroter）首先提出个体生态学和群体生态学的概念。这些开创性的工作为现代生态学奠定了基础。

20世纪初，生态学有了蓬勃的发展，亚当斯（Adams, 1913）的《动物生态学研究指南》，可以说是第一本动物生态学教科书。同期较著名的著作还有华尔得和威伯尔（Ward and Whipple, 1918）的《淡水生物学》，约丹和凯洛（Jordan and Kellogg, 1915）的《动物的生活与进化》。在这一时期，生态学的发展已不再停留在现象的描述上，而是着重于解释这些现象；同时，数学方法和生态模型也进入了生态学，这时最有名的数学模型有洛特卡（Lotka, 1926）和Volterra（1925）的种间竞争、捕食模型。Thompson（1924）的昆虫拟寄生模型、Streeter-Phelps（1925）的河流系统中水质模型，以及Kermack-Mckendrick（1927）的传染病模型。

20世纪30年代到50年代，生态学已日趋成熟。成熟的标志之一是生态学正从描述、解释走向机理的研究，例如1940年湖泊生物学者伯奇（Birge）和朱岱（Juday）通过对湖泊能量收支的测定，发展了初级生产的概念。R. Lindeman提出了著名的“百分之十定律”。从他们的研究中，产生了生态学的营养动态的概念。成熟的标志之二是生态学已从学科范围里构建了自己独特的系统，有关生态学的专著不断出版。其中较有名的是美国查普曼（Chapman, 1931）以昆虫为重点的《动物生态学》；前苏联卡什卡洛夫（Kamkapol, 1945）的《动物生态学基础》，以及美国阿利和伊麦生等（Allee, Emerson *et al.*, 1949）的《动物生态学原理》。此时，中国也出版第一部生态学专著——费鸿年（1937）的《动物生态学纲要》。

## 2. 现代生态学

现代生态学发展始于20世纪60年代。这一方面是生态学自身的学科积累已经到了了一定的程度，形成了自己独有的理论体系和方法论；另一方面是高精度的分析测定技术、电子计算机技术、高分辨率的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及技术条件；第三方面是人类迫切希望解决经济发展所带来的一系列的环境、人口压力、资源利用等问题，这些问题的解决涉及自然生态系统的自我调节、社会的可持续发展及人类生存等重大问题，探索解决这些问题的途径极大地刺激了现代生态学的发展。

现代生态学的发展特点和趋势主要有以下几个方面：

（1）生态学的研究有越来越向宏观发展的趋势。早期的发展主要是个体生态学，然后向种群生态学，群落生态学方向发展，可以说生态系统生态学、景观生态学、全球生态学的产生和发展是现代生态学的重要标志。近几十年来，一系列国际性研究计划大大促进了以生态系统生态学为基础的宏观生态学的发展。20世纪60年代的“国际生物学计划”（International Biological Programme, IBP），70年代的“人与生物圈计划”（Man and the Biosphere Programme, MAB），以及80年代的“国际地圈-生物圈计划”