

基础生态学

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

基础生态学

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

图书在版编目(CIP)数据

基础生态学 / 孙儒泳等 . - 北京: 高等教育出版社, 2002
本科师范教材. 生物农林专业
ISBN 7 - 04 - 011027 - X

I. 基… II. 孙… III. 生态学 - 师范大学 - 教材
IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 046091 号

策 划 林金安 编 辑 林金安 封面设计 张 楠
责任排版 李 杰 责任印制 陈伟光

基础生态学
孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-64054588
社 址	北京市东城区沙滩后街 55 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100009	网 址	http://www.hep.edu.cn
传 真	010-64014048		http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
印 刷 北京民族印刷厂

开 本	850×1168 1/16	版 次	2002 年 7 月第 1 版
印 张	21.25	印 次	2002 年 7 月第 1 次印刷
字 数	500 000	定 价	29.50 元
插 页	2		

©2002 高等教育出版社

版权所有 侵权必究

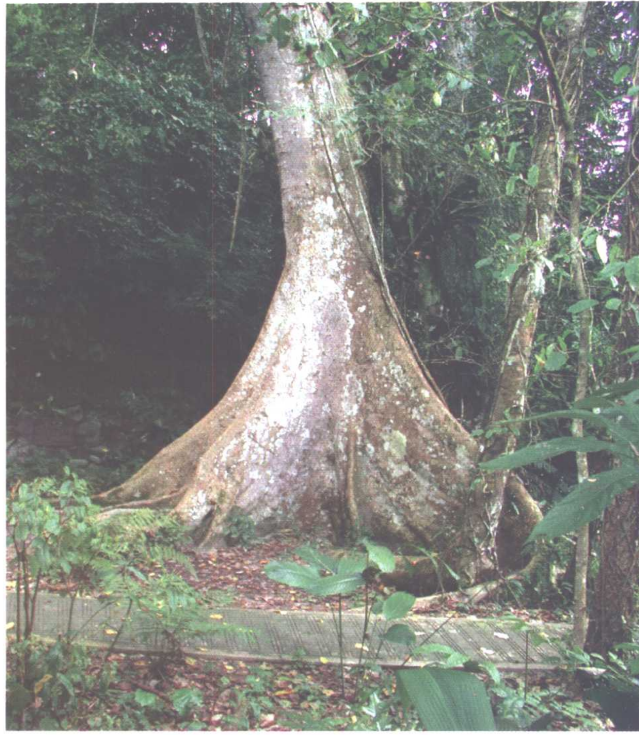


图 14-5 我国西双版纳热带雨林中乔木的板状根(廖万金摄)



图 14-6 我国西双版纳雨林中老茎生花现象
(廖万金摄)



图 14-7 我国西双版纳雨林中树上的附生植物
(廖万金摄)



图 14-9 我国南方常绿阔叶林群落(娄安如摄)



图 14-10 华北地区的硕桦林群落(娄安如摄)



图 14-11 我国高海拔处的秦岭冷杉原始林(娄安如摄)



图 14-13 新疆阿尔泰山前山地草原(娄安如摄)



图 14-15 新疆天山北麓冲洪积山上的梭梭荒漠(娄安如摄)



图 14-16 青藏高原高寒草原上的藏野驴(娄安如摄)

前 言

生态学是当代迅速发展的科学,《普通生态学》出版已历时 10 年,虽然它已经成为国内高等学校广泛使用的基础生态学教材之一,但是它与时代的需要相比已经落后了,因此,在教育部“面向 21 世纪的生态学教育改革研究”课题(1998—2000)和高等教育出版社的支持下,我们决定另编写一本新的教材,并起名为《基础生态学》,以替代原来的《普通生态学》。

20 世纪后几十年,人类社会的物质文明及科学技术发展达到了新的高峰,同时,人类活动对于地球和生物圈的负影响也上升到新的高度,并已威胁到持续发展,甚至于人类自身的生存。今天,人与自然必须协调发展的思想和发展经济必须与保护自然环境和生物多样性同步的观点,已经为广大公民所接受,在公众中普及生态学知识也就成了十分迫切的任务。在高等学校的许多专业中生态学已经成为一门广泛开设的基础课。

本教材分基础和应用两部分。基础部分按有机体、种群、群落和生态系统等组织层次编写。应用部分包括全球变暖与环境污染、人口与资源、农业生态、生物多样性与保育、生态系统服务、收获理论与生物防治等节。

本书内容力求反映当代生态学发展水平,编写中参考了 20 世纪 90 年代以来(包括 2000 和 2001 年)出版的新教材和某些专著:例如有机体层次中把生态因子按能量环境和物理环境分别探讨,种群层次加进集合种群和空间异质性、行为生态学;群落层次增加了我国学者的研究成果;生态系统层次中,在全球初级生产力和碳、氮等物质循环方面方面都增补了近年来的研究结果。应用生态学部分的篇幅比以前的《普通生态学》有明显的增加,全球生态学、生物多样性保护和生态系统服务三节更是明显,这些都是与人类社会的持续发展问题密切相关的。

在教材上,生态学各个层次的内容、理论与应用等力求保持平衡,各章都具有小结和思考题以方便学生复习,并提供一些参考文献和上网地址,以扩大知识面、培养学生科学素质,和独力在网上浏览。

本书的绪论、第 11、12 和 13 章、第 15 章的 15.4、15.5 由孙儒泳编写,第 1、2、3 章由李庆芬编写,第 4、5、6、7 章和第 15 章的 15.1、15.2、15.3、15.6、15.7 由牛翠娟编写,第 8、9、10 和 14 章由娄安如编写。

由于现代生态学的内容广泛,与多门学科相交叉,并与社会问题紧密相关,限于作者的能力和水平有限,不当和错误之处,敬希读者批评指正。

孙儒泳

2002 年 6 月于北京

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》。行为人将承担相应的民事责任和行政责任,构成犯罪的,将被依法追究刑事责任。社会各界人士如发现上述侵权行为,希望及时举报,本社将奖励举报有功人员。

现公布举报电话及通讯地址:

电 话:(010) 84043279 13801081108

传 真:(010) 64033424

E-mail:dd@hep.com.cn

地 址:北京市东城区沙滩后街 55 号

邮 编:100009

目 录

0 绪 论	(1)
0.1 生态学的定义	(1)
0.2 生态学的研究对象	(2)
0.3 生态学的分支学科	(3)
0.4 生态学的研究方法	(4)
小结	(4)
思考题	(4)
推荐阅读文献	(4)

第一部分 有机体与环境

1 生物与环境	(6)
1.1 生态因子	(6)
1.1.1 环境	(6)
1.1.2 生态因子	(7)
1.2 生物与环境的相互作用	(8)
1.2.1 环境对生物的作用	(8)
1.2.2 生物对环境的反作用	(10)
1.3 最小因子、限制因子与耐受限度	(10)
1.3.1 利比希最小因子定律	(10)
1.3.2 限制因子	(11)
1.3.3 耐受限度与生态幅	(11)
小结	(14)
思考题	(14)
推荐阅读文献	(14)
2 能量环境	(15)
2.1 地球上光及温度的分布	(15)
2.1.1 地球上光的分布	(15)
2.1.2 地球上温度的分布	(17)
2.2 生物对光的适应	(20)
2.2.1 光质的生态作用及生物适应	(20)
2.2.2 光照强度的生态作用及生物适应	(20)
2.2.3 生物对光照周期的适应	(22)

2.3 生物对温度的适应·····	(24)
2.3.1 温度与动物类型·····	(24)
2.3.2 生物对温度的反应·····	(24)
2.3.3 生物对极端环境温度的适应·····	(27)
2.3.4 生物对周期性变温的适应·····	(31)
2.3.5 物种分布与环境温度·····	(32)
小结·····	(33)
思考题·····	(34)
推荐阅读文献·····	(34)
3 物质环境 ·····	(35)
3.1 地球上水的存在形式及分布·····	(35)
3.1.1 水的特性与存在形式·····	(35)
3.1.2 陆地上水的分布·····	(36)
3.2 生物对水分的适应·····	(37)
3.2.1 植物与水·····	(37)
3.2.2 动物对水的适应·····	(41)
3.3 大气组成及其生态作用·····	(46)
3.3.1 氧与生物·····	(47)
3.3.2 CO ₂ 的生态作用·····	(50)
3.4 土壤的理化性质及其对生物的影响·····	(50)
3.4.1 土壤的物理性质与生物·····	(51)
3.4.2 土壤化学性质与生物·····	(53)
3.4.3 土壤的生物特性·····	(54)
3.4.4 植物对土壤的适应·····	(55)
3.5 火作为生态因子对生物的影响及管理·····	(57)
3.5.1 火对生物的作用·····	(57)
3.5.2 防火管理·····	(58)
小结·····	(59)
思考题·····	(60)
推荐阅读文献·····	(61)

第二部分 种群生态学

4 种群及其基本特征 ·····	(63)
4.1 种群的概念·····	(63)
4.2 种群动态·····	(64)
4.2.1 种群的密度和分布·····	(64)
4.2.2 种群统计学·····	(66)
4.2.3 种群的增长模型·····	(71)

4.2.4	自然种群的数量变动·····	(73)
4.3	种群调节·····	(79)
4.3.1	外源性种群调节理论·····	(79)
4.3.2	内源性自动调节理论·····	(80)
4.4	集合种群动态·····	(81)
4.4.1	概念和术语·····	(82)
4.4.2	集合种群理论的意义与应用·····	(84)
	小结·····	(85)
	思考题·····	(85)
	推荐阅读文献·····	(86)
5	生物种及其变异与进化 ·····	(87)
5.1	生物种的概念·····	(87)
5.2	种群的遗传变异与选择·····	(88)
5.2.1	基因、基因库与基因频率·····	(88)
5.2.2	变异、自然选择和遗传漂变·····	(89)
5.2.3	遗传瓶颈和建立者效应·····	(92)
5.2.4	表型的自然选择类型·····	(93)
5.3	物种形成·····	(94)
5.3.1	物种形成及其过程·····	(94)
5.3.2	物种形成的方式·····	(95)
	小结·····	(97)
	思考题·····	(97)
	推荐阅读文献·····	(98)
6	生活史对策 ·····	(99)
6.1	能量分配与权衡·····	(99)
6.2	体型效应·····	(100)
6.3	生殖对策·····	(101)
6.3.1	r -选择和 K -选择·····	(101)
6.3.2	生殖价和生殖效率·····	(102)
6.4	生境分类·····	(103)
6.5	滞育和休眠·····	(104)
6.6	迁移·····	(105)
6.7	复杂的生活周期·····	(106)
6.8	衰老·····	(106)
	小结·····	(107)
	思考题·····	(107)
	推荐阅读文献·····	(107)
7	种内与种间关系 ·····	(108)
7.1	种内关系·····	(109)

7.1.1 密度效应 (109)

7.1.2 性别生态学 (110)

7.1.3 领域性和社会等级 (116)

7.1.4 他感作用 (116)

7.2 种间关系 (117)

7.2.1 种间竞争 (117)

7.2.2 捕食作用 (124)

7.2.3 寄生与共生 (129)

小结..... (133)

思考题..... (134)

推荐阅读文献..... (135)

第三部分 群落生态学

8 群落的组成与结构..... (137)

8.1 生物群落的概念 (137)

8.1.1 生物群落的概念 (137)

8.1.2 群落的基本特征 (138)

8.1.3 对群落性质的两种对立观点 (139)

8.2 群落的种类组成 (140)

8.2.1 种类组成的性质分析 (140)

8.2.2 种类组成的数量特征 (141)

8.2.3 种的多样性 (143)

8.2.4 物种多样性在空间上的变化规律 (145)

8.2.5 解释物种多样性空间变化规律的各种学说 (145)

8.2.6 种间关联 (146)

8.3 群落的结构 (147)

8.3.1 群落的结构单元 (147)

8.3.2 群落的垂直结构 (149)

8.3.3 群落的水平结构 (150)

8.3.4 群落的时间结构 (150)

8.3.5 群落交错区与边缘效应 (151)

8.4 群落组织——影响群落结构的因素 (152)

8.4.1 生物因素 (152)

8.4.2 干扰对群落结构的影响 (154)

8.4.3 空间异质性与群落结构 (156)

8.4.4 岛屿与群落结构 (156)

8.4.5 一个物种丰富度的简单模型 (159)

8.4.6 平衡说和非平衡说 (160)

小结·····	(162)
思考题·····	(163)
推荐阅读文献·····	(163)
9 群落的动态 ·····	(164)
9.1 生物群落的内部动态·····	(164)
9.2 生物群落的演替·····	(165)
9.2.1 演替的概念·····	(165)
9.2.2 演替的类型·····	(167)
9.2.3 演替系列·····	(169)
9.2.4 控制演替的几种主要因素·····	(171)
9.2.5 演替方向·····	(171)
9.2.6 演替过程的理论模型·····	(172)
9.2.7 演替顶极学说·····	(174)
小结·····	(175)
思考题·····	(176)
推荐阅读文献·····	(176)
第十章 群落的分类与排序 ·····	(177)
10.1 群落分类·····	(177)
10.1.1 植物群落分类的单位·····	(178)
10.1.2 植物群落的命名·····	(180)
10.1.3 法瑞学派和英美学派的群落分类简介·····	(181)
10.1.4 群落的数量分类·····	(181)
10.2 群落排序·····	(181)
10.2.1 排序的概念·····	(181)
10.2.2 排序的类型·····	(182)
小结·····	(188)
思考题·····	(188)
推荐阅读文献·····	(188)

第四部分 生态系统生态学

11 生态系统的一般特征 ·····	(190)
11.1 生态系统的基本概念·····	(190)
11.2 生态系统的组成与结构·····	(191)
11.2.1 非生物环境·····	(192)
11.2.2 生产者·····	(192)
11.2.3 消费者·····	(192)
11.2.4 分解者·····	(192)
11.3 食物链和食物网·····	(194)

11.4	营养级和生态金字塔·····	(195)
11.5	生态效率·····	(196)
11.6	生态系统的反馈调节和生态平衡·····	(197)
	小结·····	(198)
	思考题·····	(199)
	推荐阅读文献·····	(199)
12	生态系统中的能量流动 ·····	(200)
12.1	生态系统中的初级生产·····	(200)
12.1.1	初级生产的基本概念·····	(200)
12.1.2	地球上初级生产力的分布·····	(201)
12.1.3	初级生产的生产效率·····	(203)
12.1.4	初级生产量的限制因素·····	(204)
12.1.5	初级生产量的测定方法·····	(205)
12.2	生态系统中的次级生产·····	(206)
12.2.1	次级生产过程·····	(206)
12.2.2	次级生产量的测定·····	(207)
12.2.3	次级生产的生态效率·····	(208)
12.3	生态系统中的分解·····	(210)
12.3.1	分解过程的性质·····	(210)
12.3.2	分解者生物·····	(211)
12.3.3	资源质量·····	(214)
12.3.4	理化环境对分解的影响·····	(215)
12.4	生态系统中的能量流动·····	(216)
12.4.1	研究能量传递规律的热力学定律·····	(216)
12.4.2	食物链层次上的能流分析·····	(217)
12.4.3	生态系统层次上的能流分析·····	(218)
12.4.4	异养生态系统的能流分析·····	(221)
12.5	分解者和消费者在能流中的相对作用·····	(222)
	小结·····	(224)
	思考题·····	(225)
	推荐阅读文献·····	(225)
13	生态系统中的物质循环 ·····	(226)
13.1	物质循环的一般特征·····	(226)
13.2	全球水循环·····	(228)
13.3	碳循环·····	(229)
13.4	氮循环·····	(232)
13.5	磷循环·····	(234)
13.6	硫循环·····	(235)
	小结·····	(237)

思考题	(237)
推荐阅读文献	(237)
14 地球上生态系统的主要类型及其分布	(238)
14.1 陆地生态系统分布的基本规律	(238)
14.1.1 陆地生态系统水平分布的基本规律	(238)
14.1.2 植被分布的垂直地带性	(241)
14.1.3 局部地形对植被的影响	(242)
14.2 淡水生态系统的类型及其分布	(243)
14.3 海洋生态系统的类型及其分布	(243)
14.4 世界陆地主要生态系统的类型及其分布	(244)
14.4.1 热带雨林	(244)
14.4.2 亚热带常绿阔叶林	(247)
14.4.3 夏绿阔叶林	(249)
14.4.4 北方针叶林	(250)
14.4.5 草原	(251)
14.4.6 荒漠	(253)
14.4.7 冻原	(255)
14.4.8 青藏高原的高寒植被	(257)
小结	(259)
思考题	(260)
推荐阅读文献	(260)

第五部分 应用生态学

15 应用生态学	(262)
15.1 全球变暖与环境污染	(264)
15.1.1 全球变暖与温室效应	(264)
15.1.2 臭氧层的破坏	(266)
15.1.3 污染问题	(268)
15.2 人口与资源问题	(275)
15.2.1 人口问题	(275)
15.2.2 资源问题	(279)
15.3 农业生态学	(280)
15.3.1 农业的发展及其对生态系统的影响	(281)
15.3.2 土壤侵蚀和沙漠化	(282)
15.3.3 生态农业	(284)
15.4 生物多样性与保育	(289)
15.4.1 生物多样性价值	(290)
15.4.2 生物多样性的丧失	(290)
15.4.3 生物多样性研究	(291)

15.4.4 生物多样性的保育对策·····	(294)
15.5 生态系统服务·····	(296)
15.5.1 生态系统服务的概念和意义·····	(296)
15.5.2 生态系统服务的价值·····	(297)
15.5.3 生态系统服务项目内容·····	(297)
15.5.4 各类生态系统服务的价值比较·····	(300)
15.5.5 生态系统服务价值估计的重要意义·····	(302)
15.6 收获理论·····	(303)
15.6.1 最大持续产量·····	(303)
15.6.2 环境波动与种群结构·····	(305)
15.7 有害生物防治·····	(306)
15.7.1 有害生物防治的目标与技术类型·····	(307)
15.7.2 化学杀虫剂、除莠剂及其问题·····	(308)
15.7.3 生物防治、遗传防治及有害生物的综合管理·····	(311)
小结·····	(313)
思考题·····	(314)
推荐阅读文献·····	(314)
附录 网址·····	(315)

0.1 生态学的定义

生态学(ecology)是研究有机体与其周围环境相互关系的科学。环境包括非生物和生物环境,前者如温度、可利用水、风,而后者包括同种或异种其他有机体。显然,Haeckel(1866)的这个定义在此强调的是相互关系,或叫**相互作用(interaction)**,即有机体与非生物环境的相互作用,和有机体之间的相互作用。有机体之间的相互作用又可以分为同种生物之间和异种生物之间的相互作用,或叫种内相互作用和种间相互作用。前者如种内竞争,后者如种间竞争、捕食、寄生和互利共生。

eco-表示住所或栖息地,logos 表示学问。生态学这个词中的 eco-与经济学(economy)的 eco-是同一个词根。经济学起初是研究“家庭管理”的,我们可以把生态学理解为有关生物的经济管理的科学。有一本基础生态学教科书,书名就叫做《自然的经济学》(The Economy of Nature),作者是 Robert Ricklefs,共出了 5 版,第 5 版是 2001 年出的。

Haeckel 所赋予生态学的定义很广泛,它引起了许多学者的争论。有学者指出,如果生态学内容如此广泛,那么不属于生态学的学问就不多了。因此,生态学应有更明确的定义,一些著名生态学家对生态学也下过下列定义。

1. 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”。

2. 前苏联的生态学家 Кашкаров(1945)认为,生态学研究“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中所指的各种适应性。

虽然上述两个定义指出了一些重要的生态学研究的的问题,但还是很广泛,与生物学这个概念不易区分。

3. 澳大利亚生态学家 Andrewartha (1954)认为,生态学是研究有机体的分布和多度的科学,他的著作《动物的分布与多度》是当时被广泛采用的动物生态学教科书。后来,C.Krebs(1972)认为这个定义是静态的,忽视了相互关系,并修正为“生态学是研究有机体分布与多度与环境的相互作用的科学”。这两位学者是动物生态学家,强调的都是种群生态学。

4. 植物生态学家 Warming (1909)提出植物生态学研究“影响植物生活的外在因子及

其对植物……的影响;地球上所出现的植物群落……及其决定因子……”。这里既包括个体,也包括群落。法国的 Braun-Blaquet (1932)则把植物生态学称为植物社会学,认为它是一门研究植物群落的科学。这两位是植物生态学家,他们强调的是群落生态学。

20世纪60~70年代,动物生态学和植物生态学趋向汇合,生态系统的研究日益受到重视,并与系统理论交叉。在环境、人口、资源等世界性问题的影响下,生态学的研究重心转向生态系统,又有一些学者提出了新的定义。

5. 美国生态学家 E. Odum (1958)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。他的著名教科书《生态学基础》(1953, 1959, 1971)与以前的有很大区别,它以生态系统为中心,对大学生态学教学和研究有很大影响,他本人因此而获得美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖(1977)。

我国著名生态学家马世骏的定义也属于这一类,他认为生态学是研究生命系统与环境系统相互关系的科学。他同时提出了社会-经济-自然复合生态系统的概念。

虽然诸学者给生态学下的定义很不相同,但是归纳起来大致可分为三类:第一类研究重点是自然历史和适应性;第二类强调的是动物的种群生态学和植物的群落生态学;第三类则是生态系统生态学。这三类定义代表了生态学发展的不同阶段,强调基础生态学的不同分支领域。

尽管 Haeckel 的定义有缺点,但是目前大多数的学者还是采用他的定义。

0.2 生态学的研究对象

生态学的研究对象很广,从个体的分子直到生物圈。但是,生态学研究对于其中4个组织层次(level of organization)特别感兴趣,即个体(individual)、种群(population)、群落(community)和生态系统(ecosystem)。

在个体层次上,生态学家最感兴趣的问题是有机体对于环境的反应。经典生态学的最低研究层次是有机体(个体),按其研究的大部分问题来看,目前的个体生态学应该属于生理生态学范畴,这是生态学与生理学的交叉学科。当然,近代一些生理生态学家更偏重于个体从环境中获得资源和资源分配给维持、生长、生殖、修复、保卫等方面的进化和适应对策上,而生态生理学家则偏重于对各种环境条件的生理适应及其机制上。但是更多的学者把生理生态学和生态生理学视为同义的。

种群是栖息在同一地域中同种个体组成的复合体。种群是由个体组成的群体,并在群体水平上出现了一系列群体的特征,这是个体层次上所没有的。例如种群有出生率、死亡率、增长率,有年龄结构和性比,有种内关系和空间分布格局等等。在种群层次上,多度及其波动的决定因素是生态学家最感兴趣的问题。种群在空间上的分布格局也日益受到生态学家的重视。在20世纪60年代以前,动物生态学的研究主流是种群生态学。

群落是栖息在同一地域中的动物、植物和微生物组成的复合体。同样,当群落由种群组成新的层次结构时,产生了一系列新的群体特征,例如群落的结构、演替、多样性、稳定性等。但是,多数现代生态学家在目前最感兴趣的是决定群落组成和结构的过程,并把群落定义为“一定领域内不同物种种群的集合(assembly)或混合体(mixture)”。

生态系统是一定空间中生物群落和非生物环境的复合体,生态学家最感兴趣的是能量流动和物质循环过程。