




中国科学院研究生教学丛书



# 现代生态学

戈峰 主编

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

## 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. —北京:科学出版社,2002.10

(中国科学院研究生教学丛书/白春礼主编)

ISBN 7-03-010756-X

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(2002)第 060804 号

责任编辑:李锋 盖宇 范淑琴/责任校对:宋玲玲

责任印制:刘士平 /封面设计:槐寿明

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

2002年10月第一次印刷 印张:30

印数:1—3 000 字数:682 000

定价:49.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

## 《中国科学院研究生教学丛书》总编委员会名单

主 任 白春礼

副主任 余翔林 师昌绪 杨 乐 汪尔康  
沈允钢 黄荣辉 叶朝辉

委 员 朱清时 叶大年 王 水 施蕴渝  
冯克勤 冯玉琳 洪友士 王东进  
龚 立 吕晓澎 林 鹏

## 《中国科学院研究生教学丛书》生物学科编委会成员名单

主 编 沈允钢

副主编 施蕴渝

编 委 龚岳亭 林克椿 周培瑾 周曾铨 韩兴国

## 《现代生态学》编写人员

主 编 戈 峰

副主编(按书中出现顺序) 李典谟 王德华 郝树广  
蔡晓明 欧阳志云

编写者(按书中出现顺序)

李典谟	研究员	中国科学院动物研究所
张德兴	研究员, 博士	中国科学院动物研究所
王德华	研究员, 博士	中国科学院动物研究所
蒋高明	研究员, 博士	中国科学院植物研究所
戈 峰	研究员, 博士	中国科学院动物研究所
蒋志刚	研究员, 博士	中国科学院动物研究所
于顺利	副 研, 博士	中国科学院植物研究所
郝树广	助 研, 博士	中国科学院动物研究所
蔡晓明	教 授	北京大学生命科学学院
欧阳志云	研究员, 博士	中国科学院生态环境研究中心
于贵瑞	研究员, 博士	中国科学院地理科学与资源研究所

2005

## 《中国科学院研究生教学丛书》序

在 21 世纪曙光初露,中国科技、教育面临重大改革和蓬勃发展之际,《中国科学院研究生教学丛书》——这套凝聚了中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血的研究生教材面世了。相信这套丛书的出版,会在一定程度上缓解研究生教材不足困难,对提高研究生教育质量起着积极的推动作用。

21 世纪将是科学技术日新月异,迅猛发展的新世纪,科学技术将成为经济发展的最重要的资源和不竭的动力,成为经济和社会发展的首要推动力量。世界各国之间综合国力的竞争,实质上是科技实力的竞争。而一个国家科技实力的决定因素是它所拥有的科技人才的数量和质量。我国要想在 21 世纪顺利地实施“科教兴国”和“可持续发展”战略,实现邓小平同志规划的第三步战略目标——把我国建设成中等发达国家,关键在于培养造就一支数量宏大、素质优良、结构合理、有能力参与国际竞争与合作的科技大军。这是摆在我国高等教育面前的一项十分繁重而光荣的战略任务。

中国科学院作为我国自然科学与高新技术的综合研究与发展中心,在建院之初就明确了出成果出人才并举的办院宗旨,长期坚持走科研与教育相结合的道路,发挥了高级科技专家多、科研条件好、科研水平高的优势,结合科研工作,积极培养研究生;在出成果的同时,为国家培养了数以万计的研究生。当前,中国科学院正在按照江泽民同志关于中国科学院要努力建设好“三个基地”的指示,在建设具有国际先进水平的科学研究基地和促进高新技术产业发展基地的同时,加强研究生教育,努力建设好高级人才培养基地,在肩负起发展我国科学技术及促进高新技术产业发展重任的同时,为国家源源不断地培养输送大批高级科技人才。

质量是研究生教育的生命,全面提高研究生培养质量是当前我国研究生教育的首要任务。研究生教材建设是提高研究生培养质量的一项重要基础性工作。由于各种原因,目前我国研究生教材的建设滞后于研究生教育的发展。为了改变这种情况,中国科学院组织了一批在科学前沿工作,同时又具有相当教学经验的科学家撰写研究生教材,并以专项资金资助优秀的研究生教材的出版。希望通过数年努力,出版一套面向 21 世纪科技发展、体现中国科学院特色的高水平的研究生教学丛书。本丛书内容力求具有科学性、系统性和基础性,同时也兼顾前沿性,使阅读者不仅能获得相关学科的比较系统的科学基础知识,也能被引导进入当代科学研究的前沿。这套研究生教学丛书,不仅适合于在校研究生学习使用,也可以作为高校教师和专业研究人员工作和

学习的参考书。

“桃李不言，下自成蹊。”我相信，通过中国科学院一批科学家的辛勤耕耘，《中国科学院研究生教学丛书》将成为我国研究生教育园地的一丛鲜花，也将似润物春雨，滋养莘莘学子的心田，把他们引向科学的殿堂，不仅为科学院，也为全国研究生教育的发展作出重要贡献。

钱亦祥

# 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。他们对生态学研究生教材的渴求,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的教学工作,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,而是倾听着编者对 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,也难免存在着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

《中国科学院研究生教学丛书》序

前言

绪论 .....	1
一、生态学的定义 .....	1
二、生态学的研究对象、分支学科与研究方法 .....	1
三、生态学的发展 .....	3

## 第一篇 分子生态学

第一章 分子生态学 .....	7
第一节 分子生态学的学科发展历史 .....	8
第二节 分子生态学的理论基础 .....	11
第三节 分子生态学的研究方法 .....	21
第四节 分子生态学的研究现状及发展趋势 .....	29

## 第二篇 生理生态学

第二章 动物生理生态学 .....	33
第一节 生理生态学概述 .....	33
第二节 适应与进化 .....	35
第三节 动物的能量代谢 .....	37
第四节 动物的体温调节与适应 .....	48
第五节 生物气候规律 .....	54
第六节 食草动物的消化对策 .....	56
第七节 动物能量学与种群生物学 .....	62
第八节 动物生理生态学的发展趋势 .....	65
第三章 植物生理生态学 .....	73
第一节 植物生理生态学概述 .....	73
第二节 光的生态作用 .....	76
第三节 自然胁迫环境与植物 .....	82
第四节 植物生理生态学的发展趋势与展望 .....	88

## 第三篇 种群生态学

第四章 种群生态学概述 .....	93
第五章 种群的空间生态学 .....	95
第一节 种群的空间分布图式 .....	95

第二节	种群空间格局的地统计学分析 .....	99
第三节	集合种群分析 .....	101
<b>第六章</b>	<b>种群的数量动态</b> .....	<b>104</b>
第一节	种群密度的估计 .....	105
第二节	种群数量变动的参数 .....	108
第三节	生命表特征及生命表分析 .....	110
第四节	种群增长的数学描述 .....	117
第五节	种群的指数增长 .....	118
第六节	种群的逻辑斯谛增长 .....	122
第七节	$r, K$ 对策 .....	124
<b>第七章</b>	<b>种间的相互作用</b> .....	<b>126</b>
第一节	种间相互关系 .....	126
第二节	种间竞争 .....	129
第三节	捕食作用 .....	137
第四节	寄生物-寄主相互作用 .....	146
第五节	协同进化 .....	150
<b>第八章</b>	<b>行为生态学</b> .....	<b>155</b>
第一节	行为的生态适应意义 .....	156
第二节	行为的遗传 .....	158
第三节	行为的节律 .....	159
第四节	社会行为 .....	162
第五节	行为的优化 .....	168
第六节	行为策略及其进化稳定性 .....	172
第七节	行为的系统发生 .....	176
<b>第九章</b>	<b>种群调节理论</b> .....	<b>184</b>
第一节	种群调节的概述 .....	184
第二节	外源性因子调节学说 .....	186
第三节	内源性因子调节学说 .....	188
第四节	现代种群调节的一些理论 .....	190
<b>第十章</b>	<b>植物种群生态学</b> .....	<b>193</b>
第一节	植物种群生态学概述 .....	193
第二节	植物种群生态学中的构件理论 .....	195
第三节	土壤种子库 .....	198
第四节	植物的他感化学相互作用 .....	203
第五节	植物种群生态学研究的热点及发展趋势 .....	205

#### 第四篇 群落生态学

<b>第十一章</b>	<b>群落生态学概述</b> .....	<b>209</b>
<b>第十二章</b>	<b>群落的组成与结构</b> .....	<b>213</b>

第一节	群落的分类与命名 .....	214
第二节	群落的组成 .....	215
第三节	群落的结构 .....	221
第四节	影响群落结构的因素 .....	231
<b>第十三章</b>	<b>群落的演替 .....</b>	<b>235</b>
第一节	群落演替的概念 .....	235
第二节	群落演替的分类 .....	236
第三节	群落演替的特征 .....	236
第四节	群落演替的一般过程 .....	238
第五节	顶极群落 .....	240
第六节	机体论和个体论的演替观 .....	241
<b>第十四章</b>	<b>群落多样性 .....</b>	<b>244</b>
第一节	群落丰富度及其影响因素 .....	244
第二节	群落多样性与稳定性 .....	251
第三节	生物多样性与群落功能关系 .....	258
<b>第十五章</b>	<b>群落分析 .....</b>	<b>263</b>
第一节	生物群落的数量特征 .....	263
第二节	种间关联 .....	264
第三节	生态位理论及其测定 .....	266
第四节	群落排序 .....	269
第五节	群落聚类分析 .....	272
<b>第五篇 生态系统生态学</b>		
<b>第十六章</b>	<b>生态系统的基本概念与特征 .....</b>	<b>277</b>
第一节	生态系统的概念 .....	277
第二节	生态系统基本特征 .....	280
第三节	生态系统模型 .....	282
第四节	生态系统研究的发展趋势 .....	285
<b>第十七章</b>	<b>生态系统的组成要素、结构及原理 .....</b>	<b>287</b>
第一节	生态系统组成要素与作用 .....	287
第二节	生态系统结构的基本原理 .....	289
第三节	营养结构 .....	291
第四节	生态系统开放、整体性原理 .....	292
第五节	生态系统主要类型 .....	293
第六节	讨论与展望 .....	294
<b>第十八章</b>	<b>生态系统中的物种流[动] .....</b>	<b>296</b>
第一节	物种流[动]的基本概念 .....	296
第二节	物种流动对生态系统影响 .....	297
第三节	生物入侵生态学 .....	298

第四节	植物的种子流 .....	302
第五节	动物的迁移 .....	303
第六节	物种流动研究的发展趋势 .....	304
<b>第十九章</b>	<b>生态系统中的能[量]流[动]</b> .....	<b>307</b>
第一节	能流的通用模式 .....	307
第二节	能量流动的基本原理 .....	308
第三节	生态系统中的初级生产 .....	309
第四节	生态系统中的次级生产 .....	315
第五节	能量动力学分析 .....	317
第六节	应用稳定性同位素检测能流和物流的踪迹 .....	319
第七节	当前研究热点 .....	321
<b>第二十章</b>	<b>生态系统的物质循环</b> .....	<b>323</b>
第一节	生物地球化学循环概述 .....	323
第二节	水的生物地球化学循环 .....	325
第三节	碳、氮、磷和硫的循环 .....	326
第四节	有毒物质的迁移和转化 .....	332
第五节	生态系统的营养物质收支 .....	334
第六节	当前研究热点 .....	335
<b>第二十一章</b>	<b>生态系统中的物质分解</b> .....	<b>338</b>
第一节	物质分解的基本概念 .....	338
第二节	有机物质的分解过程 .....	340
第三节	研究热点与展望 .....	344
<b>第二十二章</b>	<b>生态系统的信息流动</b> .....	<b>346</b>
第一节	生态系统信息的特点及流动环节 .....	346
第二节	信息化的植物亚生态系统 .....	349
第三节	信息化的动物亚生态系统 .....	351
第四节	生态系统信息研究的发展趋势 .....	354
<b>第二十三章</b>	<b>生态系统的发育、健康和管理</b> .....	<b>356</b>
第一节	生态系统的发育与生态平衡 .....	356
第二节	生态系统是开放的远离平衡态的热力学系统 .....	359
第三节	生态系统健康和管理 .....	360
第四节	发展趋势 .....	365

## 第六篇 景观生态学

<b>第二十四章</b>	<b>景观生态学</b> .....	<b>369</b>
第一节	景观和景观生态学 .....	369
第二节	景观结构与生态过程 .....	373
第三节	景观生态学数量研究方法 .....	376

## 第七篇 系统生态学

<b>第二十五章 系统生态学</b> .....	385
第一节 概念和定义 .....	385
第二节 生态系统建模及分析 .....	387
第三节 几种不同的建模方法 .....	388
第四节 模型的特性分析 .....	393
第五节 发展趋势 .....	397

## 第八篇 应用生态学

<b>第二十六章 应用生态学概述</b> .....	401
<b>第二十七章 可持续发展</b> .....	407
第一节 可持续发展的概念与内涵 .....	407
第二节 社会-经济-自然复合生态系统原理 .....	411
第三节 生态规划 .....	415
第四节 生态工程 .....	422
第五节 产业生态学与生态产业 .....	424
<b>第二十八章 生物多样性</b> .....	429
第一节 生物多样性的概念 .....	429
第二节 生物多样性的价值 .....	430
第三节 生物多样性的危机及研究热点 .....	431
<b>第二十九章 生态系统管理</b> .....	434
第一节 生态系统管理概念的提出与发展历史 .....	434
第二节 生态系统管理的基本原理 .....	436
第三节 生态系统管理的发展方向 .....	443
<b>第三十章 有害生物生态控制</b> .....	445
第一节 有害生物是影响农业可持续发展的重要因素 .....	445
第二节 害虫生态调控的生态学基础 .....	446
第三节 害虫防治的生态学问题 .....	448
第四节 害虫生态调控的原理与方法 .....	451
<b>附录</b> .....	456
中国科学院研究生院“生态学”课程考试试题 .....	456

# 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。

赫克尔(Haeckel 1869)首先对生态学作了如下的定义: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。我国著名的生态学家马世骏先生根据系统科学的思想提出:生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。奥德姆(E.P.Odum)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100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(Aristotle)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,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。协调人与自然的关系,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”,宣言序言中庄严宣告:“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”。联合国组织及各国政府,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、生态学的研究对象、分支学科与研究方法

### 1. 研究对象与分支学科

生态学本是生物科学的一个分支学科,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”（孙儒泳 2001）。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，我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。

## 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；另一派学者则认为动物在自然状况下的生活完全不同于在实验室里，经过人工捕捉、操作，动物的生理、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]。这个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 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 29 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。例如我们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。应用之一是阐明种群迁移、扩散的路线,确定种群的源(source)和汇(sink),例如Zhang DX和Herritt GM(1996)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:著名生态学家皮洛(E.C.Pielou)在其著作《数学生态学引论》(E.C.皮洛著,卢泽愚译 1978)前言中曾说,“生态学本质上是一门数学”。当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;另一个是工业化的高速发展,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。70年代,在国际生物学计划(IBP)的促进下,20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”。诺贝尔奖得主朱棣文预言:“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。W.Gosset 1908年以“Student”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做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,所以正确地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。

### 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 & Whipple 1918)的《淡水生物学》，约丹和凯洛(Jordan & 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、解释走向机制的研究，例如40年代湖泊生物学者伯奇(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，中国也出版了第一部生态学专著——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的程度：形成了自己独有的理论体系和方法论；第二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；第三方面是社会的需求。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到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，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下面几个方面：