

高等学校教学用书

● 孙儒泳 编著

动物

生态学原理

北京师范大学出版社

绪 论

一、生态学与人类的环境

生态学本来是生物科学的一个基础分支学科,它研究生物与其生活环境之间的相互关系。以往,它与生物科学的其它分支一样,只有生物学工作者才熟知它,研究它。近年来,由于人类面临着环境、人口、资源等关系到人类生存本身的许多重大问题,而这些重大问题的解决,必须依赖于生态学的原理,因此,生态学一跃而为世人瞩目的科学。

二次世界大战以后,由于科学技术的飞跃进步,使工业获得高度发展,人类的物质文明臻于新的高峰。这些进展,一方面给人类社会带来了进步和幸福,另一方面,也带来了许多严重问题。工业所产生的废气、废水和固体废物,加上农药和合成化合物、放射性物质,严重污染了人类的生存环境,导致癌症和许多疑难疾病的增加,破坏了自然界中各种生物的生存条件。人类登上月球后所拍摄的许多照片,显示出地球上已到处被污染得不堪入目。地球上的海洋,没有一处不受溢出的石油、有毒的化学物质、放射性废物等的污染;一些最深的湖泊,其水质也已受到严重破坏,自净的生物过程已不能再应付日益增多的倾倒工业和生活废污物质。不少江河水流,实际上即将成为“露天的阴沟”。空气不再完全洁净,烟雾笼罩大城市,常常长久不能见到太阳。杀虫剂出现在我们的食物和供水中,甚至喂婴儿的母乳中。

同时,自文艺复兴以后,世界人口持续地增加,其增长趋势至今未减,总人口已经超过 50 亿。特别是人口增加和对物质生活提高的愿望同时不断上升,对于地球环境的压力也越来越大。现在,已有许多科学家注意到地球的容纳量问题。有人说,假如全人类都按目前西方发达的工业国家一样的生活标准和目标来维持,地球上的人口已经超过了容纳量。仅美国一个国家,人口只占全世界的 6%,但对地球上每年生产的能量和资源的消耗就占 30—35%。除非人类把对空间和物资的要求,即对环境的压力控制在地球的最大容纳量范围之内,不然,我们的栖息环境还将继续不断地恶化。

随着人口增加和人均国民生产总值的增加,都市化发展迅速,农用土地面积日益减少。据统计,在美国,平均 1.5 分钟就有 5 英亩土地在这种影响下减少。我国近年来人口每年以 1400 万的速度增加,而耕地则以每年 500 万亩的速率减少。随着人口增加和工业扩展,对自然资源的索取倍增,消耗性资源面临枯竭。石油危机、能源危机相继暴发;可更新资源由于利用过度,恢复更新过程的速率补偿不了过度的消耗而受到严重破坏;森林被大规模破坏,夷为平地;农用土地和牧用草地沙漠化面积持续增加;许多野生动植物面临灭绝的厄运。

人们如果要罗列环境、人口、资源等当代人类面临的最迫切、危及人类未来生存问题的种种事实,完全可以书写一本专著。但所有这些情况主要表明一个严重问题,即在不断的技术扩展和不断的受破坏的生态平衡之间的间隙日益扩大。如果这种状态任其继续下去,势将不可避免地影响到我们的生活,甚至人类生存本身,也会受到严重威胁。

不幸的是,“掠夺”自然的传统观点至今依然存在。从整个人类历史来看,人类似乎认为向自然索取资源和野生生物是理所当然的,是天赋的和世袭的。地中海周围森林的滥伐,非洲沙漠的扩展,森林到处被消灭,大批杀戮美洲野牛的场面等,就是这些看法的见证。人类似乎认

为,自然是取之不竭、用之不尽的。但事实并非总是这样。今天,可用的淡水,甚至清洁的空气,在许多情况下已变成有限的。

从生态学观点来看待今日的环境、人口、资源等问题,以下几点是我们应该认识到的:

1. 虽然宇宙是有限的,但地球是有限的,地球上适合于人类和生物生存的空间和物质资源也是有限的。有的科学家将地球比喻为“一个小小的宇宙飞船”,而把人类比作在这个飞船中的旅客。人类的生存依赖于这个宇宙飞船的空间,和贮存在飞船中的空气、水、食物等。人类只有精心地把这个“脆弱”的宇宙飞船管理好,才能在这个有限的空间中持久地保持住自己的统治和主导地位。

2. 虽然人类是地球上生物圈的主人,人类能改变和控制自然,但人类毕竟是生物圈这个地球上最大生态系统的一个组成成员。人类并不能凭自己意志为所欲为,而必须服从和运用生态学规律。人是生物的一个物种 (*Homo sapiens*), 地球上一切其它生物物种,都没有人类的威力巨大。人类社会的发展证明,人类能改变和控制自然。但假如人类社会在发展的同时,对某些事项不加控制的话,人类也能破坏自己的栖息环境。

3. 地球环境是脆弱的。虽然人类能按自己需求,改变地球环境,但地球环境是脆弱的,经不起人类的盲目滥改滥用。在人类发展的历史中,曾经有高度发展的文明社会。考古发掘工作证明了过去发达的城市和复杂的农业灌溉系统,其毁灭的原因是值得用生态学原理来研究的。今日工业社会的种种问题,同样证明环境的脆弱性。今天已经到了人类应该认识这种生态限制,并在我们的发展与管理计划中考虑这种生态限制的时候了。

有限的环境处于不断恶化的困境文中,这是地球上每一个人都关心的问题。但是,对待环境问题却不能持宿命论的观点。宿命论只能导致悲观失望,认为地球的毁灭是必然的。我们应该相信人类的智慧和力量,依靠科学和技术。我们应相信人类能把我们居住的生物圈管理得更好,使它造福于人类,造福于子孙万代。要管理好生物圈,首先要认识它,掌握它的运动规律。环境科学是综合性科学,而生态学则是其理论基础。实际上,环境危机,生态危机等警告,首先是生态学工作者提出来的。

联合国教科文组织曾经提出,要把生态学知识普及到每一个人,作到家喻户晓。学习生态学的意义和目的,从上面这些叙述中可以看得十分清楚。1986和1990年在美国、日本召开第四、五次国际生态学会会议,其中心议题就是未来生态学的前景,生态学与人类活动、以及那些只有通过合理的生态学理论及其应用才能获得解决的全球性资源和环境的限制,和人类福利需求有关的横向联系。这类超越国界的全球范围问题包括:全球变化、酸雨、二氧化碳浓度的增加、热带森林破坏、自然资源的分布与供求、城市化、核威胁等。从这二次会议的议题,可以看到世界生态学家当前最关切的某些问题。

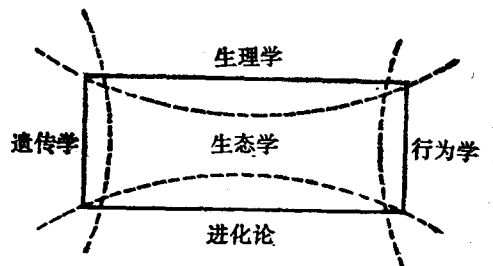
二、生态学的定义和研究对象

(一) 定义

生态学 (ecology) 这个名词出现在 19 世纪下半叶,索瑞 (Henry Thoreau, 1858) 在书信中使用此词,但未对其下具体定义。1869 年,赫克尔 (Ernst Haeckel) 首先对生态学作了如下定义:生态学是研究动物对有机和无机环境的全部关系的科学。Ecology 一词来源于希腊文,就字面而言, Eco-表示住所或栖息地, Logos 表示学问。例如,血吸虫病的中间宿主钉螺,鼠疫的保存宿主旱獭,都有其特定的栖息场所,它们适应于特定的环境,只有在这些环境中,人们才能找到它们的踪迹。值得一提的是,生态学这个词中的 eco-与经济学 (economics)

的eco 是同一词根。经济学起初是研究“家庭的管理”的, 生态学与经济学的关系确实密切, 我们可以把生态学理解为有关生物的经济管理的科学。有一本基础生态学的教科书, 书名就叫做《自然的经济学》(Economics of Nature), 也有人把生物管理学 (Bionomy) 直译为生态学。

显然, 赫克尔所赋予生态学的定义是十分广泛的, 它引起许多学者的争议。有的学者指出, 如果生态学是内容如此广泛的学问, 那么不属于生态学的学问就不多了。生物学中有四门基础学科与生态学关系很密切, 它们是遗传学、进化论、生理学和行为学, 它们研究的问题与生态学有交叉 (图绪-1) 的现象, 因此, 生态学应该有更明确的定义。下面我们列举一些著名生态学家对生态学所下的各种定义:



图绪-1 生态学与其他生物学科的关系
(仿 Krebs, 1985)

1. 英国生态学家埃尔顿 (Charles Elton, 1927) 在最早的一本生态学教科书《动物生态学》中, 把生态学定为“科学的自然历史” (Scientific Natural History)。

2. 苏联生态学家克什卡洛夫 (Кашкаров, 1945) 扩展了这个定义, 认为生态学研究应包括生物的形态、生理和行为上的适应性, 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问题, 但它们的含义仍很广泛, 与生物学 (Biology) 的概念不易区别。

3. 澳大利亚生态学家安德列沃斯 (Andrewartha, 1954) 给生态学下这样的定义: 研究有机体的分布和多度的科学。他把自己写的一本生态学教材定名为《动物的分布与多度》 (The Distribution and Abundance of Animals)。这个定义较前面所介绍的明确。显然, 它的中心是强调种群动态, 它反映了生态学研究的重心由动物的自然历史转向到种群生态学。纳乌莫夫和克雷布斯的定义亦属此类。

4. 纳乌莫夫 (Наумов, 1955, 1963) 认为, 种群的数量变动是动物生态学的中心问题。他下的定义是: 动物生态学研究动物的生活方式与生存条件的联系, 以及动物生存条件对于繁殖、存活、数量及分布的意义。

5. 加拿大学者克雷布斯 (Krebs, 1972, 1978, 1985) 自称受安德列沃斯一书的影响, 并指出后者的定义是静态的, 忽视了生态学中研究“相互关系”的重要性。他的具体定义是: 生态学是研究决定有机体的分布与多度的相互作用 (interaction) 的科学。他写的著名教科书称为《生态学——分布和多度的实验分析》, 强调生态学应由描述性科学走向实验性科学。

本世纪 60 至 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的结构与功能。在这种情况下, 又有一些学者对生态学提出了新的定义。

6. 美国生态学家奥德姆 (E. Odum, 1953, 1959, 1971, 1983) 提出的定义是: 生态学是研究生态系统的结构与功能的科学, 他的著名教材《生态学基础》 (Fundamentals of Ecology, 1971), 对大学的生态学教学和研究产生广泛而深远的影响, 他本人也因此而获得美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖 (1977 年)。

7. 我国著名生态学家马世骏对生态学的定义也属于这一类。他认为生态学是研究生命系

统和环境系统相互关系的科学。

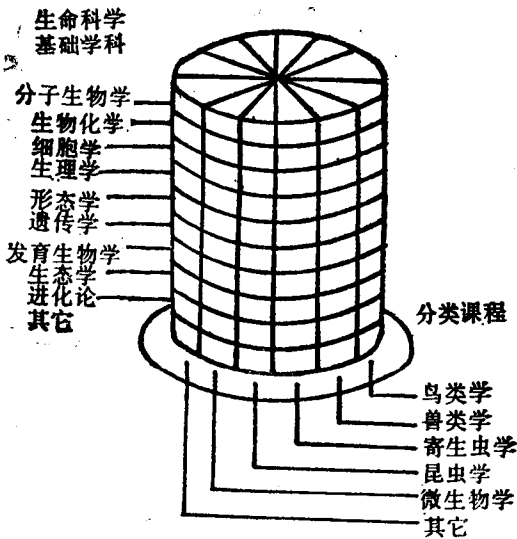
虽然诸学者给生态学下的定义很不相同，但归纳起来大致可分为三大类。第一类的研究重点是自然历史；第二类是种群生态学；第三类是生态系统生态学。这三个类型代表了生态学发展的三个阶段，与下面介绍的生态学发展历史正好相符合，并且每一阶段都有其一定的具有代表性的重要教科书或著作。但是必须指出，迄今为止最广泛被采用的仍然是 1869 年赫克尔提出的那个含义广泛的定义。目前，生态学正处于蓬勃发展的时代，其研究内容日益广泛，它与许多学科相互交叉，有关的边缘分支学科层出不穷，对此，我们将在后面作进一步介绍。

（二）研究对象

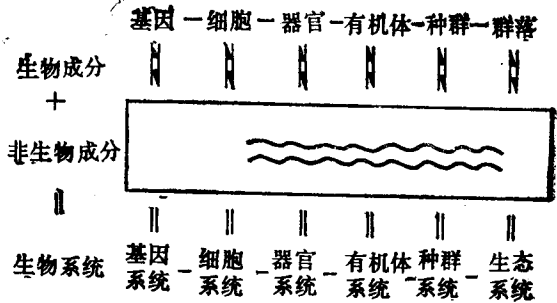
明确研究对象，有助于对生态学定义的了解。生态学研究的特殊性，可以从下面几方面来理解：

1. 生态学是研究生物与环境、生物与生物之间相互关系的一门生物学基础分支学科。生物学各分支学科间的关系，犹如切“多层蛋糕”（图绪-2），水平切法表示把生物学按照研究的生命现象加以划分。例如生理学、形态学、遗传学、进化论等各有其特殊研究对象，而生态学研究的是活生物在自然界中与环境的相互关系和生物之间的相互关系。垂直切法则是按系统分类，把生物学划分为动物学、植物学、细菌学等学科。由此可见，生态学不仅是生物学的基础学科之一，而且也是每一门分类学科的一个重要组成部分。

在所有基础学科之中，生态学与生理学、遗传学、进化论和行为学的关系更为密切，尤其是生理学与生态学的关系，有时简直难以划分界线。例如，生态学有时被描写为生物外在的生理学，生理学则被称为生物内在的生态学，而生理生态学有时又被称为环境生理学。如果要充分了解一个器官的构造，就必须知道这个构造的生理机能，而生理机能状况又与环境条件有密切联系。因为生物是在长期进化过程中，由低等到高等和适应各种特定环境而在生存竞争中保存下来的。



图绪-2 生物科学的“多层蛋糕”表示基础学科和分类学科的分法（仿 Odum, 1971）



图绪-3 生物学研究对象的组织层次谱（仿 Odum, 1971）

2. 生态学是研究以种群、群落、生态系统为中心的宏观生物学。现代生物学可按照图绪-3 所示的方式，把研究对象划分为大小不同的组织层次（或水平，levels of organization），生

态学研究的主要是右侧的层次,即有机体个体以上的组织层次。从这个意义上讲,生态学属于宏观生物学的范畴。有的学者认为,生理学和生态学的区别,也应以研究对象的组织层次来划分。生理学研究最高层次是有机体(个体),而生态学研究最低层次是有机体。按其研究的大部分问题来看,当前的个体生态学应属于生理生态学的范畴,这是生理学与生态学交界的边缘科学。因此,作为生态学研究的特有对象应该包括种群、群落和生态系统,当然也包括最大的生态系统——生物圈在内,不过,生物圈的结构、功能和稳态已成为生态学一个新生分支、全球生态学的研究对象。

种群 (population) 是栖息在同一地域中同种个体组成的集合体。生物群落 (biotic community 或 biocoenosis) 是栖息在同一地域中所有种群的集合体,包括该地域中的动物、植物和微生物。生态系统 (ecosystem 或 ecological system) 则是在同一地域中的生物群落和非生物环境的集合体,它与生物地理群落 (biogeocoenosis) 基本上是同义的。一般认为,生物圈 (biosphere) 是地球上最大的、接近于自我维持的生态系统 (self-sustaining ecosystem)。所谓生物圈,指的是地球上的全部生命和一切适合于生物栖息的场所。它包括岩石圈 (lithosphere) 上层,全部水圈 (hydrosphere) 和大气圈 (atmosphere) 下层。岩石圈是所有陆生生物的立足点,岩石圈的土壤中还有植物的地下部分、细菌、真菌、大量无脊椎动物和掘土的脊椎动物,但它们主要分布在土壤上层几十厘米之内。深到几十米以下,就只有少数植物的根系才能达到。在更深的地下水(超过 100 多米),还可发现棘鱼等动物。岩石圈中最深的生命极限可达地下 2500—3000 米处,在那里还有石油细菌。在大气圈中,生命主要集中于最下层,也就是在与岩石圈的交界处。有的鸟类能飞到数千米的空中,昆虫和一些小动物能被气流带到更高的地方,甚至在 22,000 米的平流层中也曾发现有细菌和真菌。但这些地方毕竟不能为生物提供长期生活的条件,况且那里的生物又是偶然被带去的,所以我们把它称为副生物圈 (parabiosphere)。水圈中几乎到处都有生命,但主要还是集中在表层和底层。最深的海洋可达 11,000 米以上,就在这样的深处也有深海生物。

群落生态学 (community ecology) 和生态系统生态学 (ecosystem ecology) 又可以合称为群体生态学 (synecology),用以区别于个体生态学 (autecology)。但由于群体生态学与个体生态学这两个术语容易混淆,所以,在现代生态研究中一般避免使用它们。

3. 生态研究的重点在于生态系统和生物圈中各组成成分之间,尤其是生物与环境,生物与生物之间的相互作用和相互关系。

生态学在研究生物与自然环境因子的相互作用时,还必须依靠生物学以外的其他自然科学,诸如气象学、气候学、海洋学、湖沼学、土壤学、地质学、自然地理学等。在研究生态系统生态学时尤其是这样。值得一提的是,不仅生态学在其发展过程中提出了包括自然环境和一切生物的生态系统和生态系统生态学的概念,而且人们在上述那些自然科学的发展中,也提出了所谓海洋生态系统、农业生态系统、森林生态系统和土壤生态系统等研究方向。生态学的一些原理,已经深入到许多自然科学学科之中,并被广泛地接受。学科间的相互渗透,发展边缘科学,建立学科间的综合性研究,这是现代科学发展的特点,也是生态学发展的特点。在近代的生态系统研究中,如国际性的 IBP (国际生物学计划), SCOPE (环境问题的科学委员会) 和 MAB (人与生物圈) 计划, IGBP (国际地圈生物圈) 计划等,都是从事多学科的综合研究的。

考察这种多学科综合研究蓬勃兴起的原因,我们不难发现这样的问题:当今世界上之所以产生环境、资源和人口等重大问题,其重要原因之一就是各门学科彼此之间孤立地发展,各行其是,对地球、生物圈和各类生态系统没有一个统一的、彼此协调的管理。例如,为了消灭

农、林、医学害虫,人们大量施用 DDT 等农药,忽略了它们对人类和其他生物的危害。为了发展水力发电和农业灌溉而修建水坝,但却对改变水、热、生物资源状况的后果缺乏通盘考虑。为发展工业生产而大量应用化石燃料,从而造成大气污染、CO₂ 浓度增加、酸雨从天而降等严重后果。由于各门学科之间互不透气,导致各种改造自然的措施互相影响,互相冲突,甚至得不偿失。另外,在发展经济时只顾经济效益不考虑生态后果的作法,也给人类带来严重的危害。沉痛的教训使人们清醒过来,认识到要有整体的观点和系统的观点,既要考虑经济效益,又要顾及生态效益和社会效益。因此,各学科的汇合、协调、综合,提出统一管理各类生态系统乃至生物圈的规划就成为当务之急的大事。城乡环境建设和保护部被定为国家一级行政机构的有机组成部分;经济生态学、生态工程、区域生态学、城市生态学、农业生态学等分支的发展,都是上述趋势的反映。

生态学往各个方向的蓬勃发展,使一些学者产生如下的疑问:既然生态学研究涉及的范围如此广泛,它岂不成了包罗万象的自然科学了吗?从另一个角度来说,生态学就变成没有任何特殊研究对象的科学,或不成其为一门独立的科学了。类似的问题,在生态学的发展史上曾不止一次地出现过。前一种倾向是把生态学研究对象无限扩大,而后一种倾向则是要取消生态学。过去曾有人认为,生态学就是生物学,两个概念是等同的。后来还有人觉得生态学与景观地理学分不清。目前,生态学与环境科学的关系同样是一个难以取得一致见解的问题。尽管过去和现在都有人怀疑生态学的独立性,但生态学毕竟没有被取消,而且得到发展,并沿着自己独特的途径而前进。目前,生态学已成为一门研究内容广泛,分支学科众多的,综合性很强的学科。另一方面,生态学也没有取代了土壤学、气象学、海洋学等学科,相反地,在生态学的影响下,这些学科都得到了进一步的发展,并提出了一些新的研究方向。而生态学本身也在各门学科发展的影响下同时向前发展。

生态学的特殊性究竟在哪里?40年代和50年代,许多生态学家曾把研究生物种群及其数量和分布作为生态学研究的核心对象。60年代以后,不少学者把生态系统作为生态学的特殊研究对象。Jordon (1975)说过,生态学合理的定义应该能表明研究对象和单位的特殊性。他认为生态系统是生态学研究的基本单位。生态系统是一个综合体,它包括生产者、消费者和分解者这些生物和非生物环境。生态系统又是一个功能单位,其功能主要表现为物质流、能量流和信息流(稳态和调节功能)上,通过三大流,生态系统的各个成员联系成为一个具有统一功能的系统,并具有稳态和反馈调节的内部机制。近来, Barnett (1978)提出了一个新的术语: noosystem (noo-意为智慧性, system 是系统)作为生态学基本研究单位。它包括自然的、社会的、经济的、文化的等方面因素。他还认为用环境科学 (environmental sciences) 这个术语来给这个学科间科学 (interdisciplinary science) 作定义是适宜的,因为它强调了人类对这个 noosystem 的结构和功能的影响,也强调了为人类的生存和福利而管理这个系统的问题。由此可见,这个 noosystem 就是我国马世骏(1984)提出的自然—经济—社会复合生态系统的同义语,但以后者更为明白。总之,当前生态学发展的主流是研究生态系统。

考察一下在上述多学科综合性研究中生态学家的作用是必要的。生态系统的研究,往往需要气候学家、土壤学家、动物学家、植物学家、微生物学家等科学工作者的协作,但在研究过程中,生态学家(并非指动物生态学家、植物生态学家等分支学科的研究者)往往具有特殊的作用。因为其他学科一般只研究气候、土壤等一个方面的问题,而生态学家却要研究其间的相互作用和相互联系,研究整个系统的物质流和能量流。生态学工作者可以分为两大类型。其一是专门从事昆虫生态学、鸟类生态学等单个生物类群研究的专家;另一类则是具有更广泛的知

识,并以生态系统理论武装起来,能与系统科学相结合的生态学家。而后者则往往是上述综合研究的设计者和组织者,这就是生态学发展的现实。

总之,生态学还要继续向前发展,这是人类社会发展的实践所决定的,生态学决不会因为人们对其定义和研究对象没有统一看法而停滞不前。生态学既不会朝向包罗万象、包括和并吞其他科学的方向发展,也不会被取消。一个统一的,为学者们普遍承认的定义和对象必将在未来产生。

三、生态学的发展史

生态学作为生物科学的一个独立分支,是在实践需要的基础上产生的。生态学的发展史大致可概括为三个大的阶段:生态学建立的前期、生态学成长期和现代生态学发展期。对于生态学的发展史,阿利等(Allee et al, 1949)曾作过详细的综述,本书所写的简史内容,主要根据黄文凡(见《动物生态学》1981,2—5页)的综述。

(一) 生态学建立的前期

由公元前2世纪到公元16世纪的欧洲文艺复兴时期,亦可称为生态学思想的萌芽期。

关于生态学的知识,最原始的人类就有了。渔猎生活时代的人类,为了利用生物,对各种猎物的习性和生态特征都有了解,这些就是生态学知识。人类在和自然的斗争中,早就注意到生物和季节、气候以及生物和生物之间的关系。如牧民对于牛、羊、马,渔民对于鱼虾,都有较多的了解,这里就包含许多生态学知识。只不过是当时尚未有形成系统的、成文的科学而已。到目前为止,劳动人民从实践中获得的动植物生活习性方面的知识,依然是生态学研究的一个重要内容。

作为有文字记载的生态学思想萌芽,在我国和希腊的古代著作和歌谣中就有许多反映。我国的《诗经》(公元前四五百年)中就记载着一些动物之间的关系,如“鹊巢”的“维鹊有巢,维鸠居之”,说的是鸠巢的“寄生”现象。又如“小宛”的“螟蛉有子,蜾蠃负之”,错误地认为蜾蠃捕捉螟蛉喂其幼虫是蜾蠃养螟蛉为子。但这却是人类对动物生态学知识的最早记载。

在西方,公元前450年,希腊的安比杜列斯(Empedocles)就注意到植物营养与环境的关系。亚里士多德(Aristotle)不仅描述了动物不同类型的栖息地,还按动物生活环境的类型,把动物分为水栖的和陆栖的,又按食性分为肉食、草食、杂食及特殊食四类。亚里士多德的学生提奥弗拉斯图斯(Theophrastus)也注意到植物与自然环境的关系,其中包括气候及植物生长的不同位置对植物生长的意义,并注意到动物的色泽变化对环境的适应。因此,他曾被认为是有史以来的第一个生态学家。在希腊和罗马人之后,西方科学停滞了1000年左右。

(二) 生态学的成长期

从公元16世纪到20世纪40年代,是生态学的成长期。

曾被推许为第一个现代化学家的鲍尔(Boyle),在1670年发表了低气压对动物的效应的试验,标志着动物生理生态学的开端。1735年,法国的雷莫尔(Reaumur)在其六大卷著名的昆虫学著作中,记述了许多昆虫生态学资料,他也是研究积温与昆虫发育生理的先驱者。法国博物学家布丰(Buffon, 1749—1769)强调指出生物物种的可变性以及生物的数量动态概念,他的“生物变异基于环境的影响”的原理,对近代动态生物学的发展具有重要的影响。18世纪初,马尔萨斯(Malthus, 1798)发表了他的《人口论》,阐明人口的增长与食物的关系。他的学说对达尔文的进化论有重要的影响。1807年,汉堡德(Humbolt)创造性地结合气候与地理因子的影响,描述了物种的分布规律。1859年,法国的圣希莱尔(Saint Hilaire)首创

“ethology”一词,以表示有机体及其环境之间的关系,但后来一般将此词作为动物行为学的名词。1869年,赫克尔提出了生态学的定义。1877年,德国的摩比乌斯(Möbius)创立生物群落(biocoenose)这一概念。1890年,麦利安姆(Merriam)首创生物带(life zone)概念。1896年,德国的斯洛德(Schroter)始创个体生态学(autoecology)和群体生态学 synecology)这两个生态学概念。

20世纪初,生态学已建立成为一门年轻的科学。在头十年中,生态学的发展主要表现在如下几个方面:①动物行为学。如英国詹宁斯(Jennings, 1906)的《无脊椎动物的行为》;美国伯尔(Pearl)的《涡虫的行为》(1903),《蚂蚁的社会性行为》(1910)。②发育和耐受性生理学。如德国的巴赫米恰夫(Bachmetjew, 1907)对光和温度在昆虫各发育时期及地理分布作用的研究;美国白葛德(Packard, 1905)发表低氧张力对某些海洋鱼类和海洋无脊椎动物的生存关系,以示有机体暴露在外界因素的各种不同程度的耐受性极限。③水生生物学。如德国福勒尔(Forel, 1901)的《普通湖沼学》,人们认为他是这门学科的奠基者;英国约翰斯敦(Johnstone, 1908)的《海洋的生活条件》。④生态演替。如美国阿当斯(Adams, 1909)的鸟类生态演替;美国谢尔福德(Shelford, 1907)的虎斑瓢虫(*Cicindela*)的分布与植物演替的关系,以及他在1911—1912年有关其他许多生态演替的研究。⑤一般群落生态学。如美国达文波特(Davenport, 1903)的动物群落生态学;福比斯(Forbes, 1909)的玉蜀黍及其害虫的生态学等。此外,伯莱克门(Blackman, 1905)还分析了环境因子,提出最适度和限制因子的见解。

在20世纪的第二个十年中,有关生态学文献资料所涉及的范围和内容更加广泛。同时,在这段时间内,物理、化学、生理、气象学及统计学等领域的科学技术发展,促进了生态学的研究方法和测定技术的改进。在这一时期中有不少生态学方面的著作。如亚当斯的《动物生态学的研究指南》(1913)可以说是第一本动物生态学教科书;谢尔福德的《温带美洲的动物群落》(1913),尼德汉姆(Needham, 1916)的《内陆水域的生物》;华尔得(Ward)和威伯尔(Whipple)的《淡水生物学》(1918);约丹(Jordan)和凯洛(Kellogg)的《动物的生活与进化》(1915)等。此外,还有不少有关生态演替和群落生态方面研究的文章。

在20世纪20年代,生态学继续发展并成熟起来。在这一时期,生态学的发展已不象过去那样只停留在现象的描述上,而是着重于解释这些现象。与此同时,对种群研究的兴趣得到迅速发展。例如,伯尔利用数学方法分析种群生长;洛特卡(Lotka, 1926)提出数学模型,描述两个种群间的交互作用。在此时期内有关生态学的著作主要有:美国伯斯(Pearse, 1926)以及英国埃尔顿(Elton, 1927)分别著述的《动物生态学》,它们是当时一般大学生态学工作者采用的两部教科书;谢尔福德1929年发表的《实验室及野外生态学》;德国赫赛(Hesse, 1924)所著的以生态学为基础的《动物地理学》,是当时的重要著作之一;德国田尼曼(Thienemann, 1926)发表了《湖沼学》一书;在此以前,田尼曼曾以生产者和消费者的名称提出了营养级的概念。

到了30年代,生态学已较成熟,出现了大量的生态学研究工作和著作。在一般生态学方面,主要有美国查普曼(Chapman, 1931)以昆虫为重点的《动物生态学》;威尔希(Welch, 1935)的《湖沼生物学》;英国比尤斯(Bews, 1935)的《人类生态学》;博登海默(Bodenheimer, 1938)的《动物生态学问题》。我国著名鱼类学家费鸿年的《动物生态学纲要》(1937)也是在此期间出版的,这是我国第一部动物生态学著作;美国的克利门斯(Clements)和谢尔福德(Shelford)的《生物生态学》(1939)等。另外,在种群生态学方面,有阿利(Allee, 1931)

的《动物集群》，罗利麦(Lorimer, 1934)的《种群动态》等。此外，英国坦斯利(Tansley, 1935)首创生态系统这一概念。

在40年代，美国的湖沼生物学者，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。从他们的研究中，产生了生态学的营养动态的概念。1942年林德曼(Lindemann)的工作，标志着生态系统能流研究的开端。1945年，苏联卡什卡洛夫(Кашкаров)的《动物生态学基础》问世。在此期间，美国的阿利(Allee)和伊麦生(Emer-son)等人写了一部内容极为广泛的《动物生态学原理》(1949)，此书被公认为当时最完整的一本动物生态学教材，它标志着动物生态学已进入了成熟期。

(三) 现代生态学的发展期

本世纪50年代以来，生态学的发展更为迅速，这表现在：

1. 种群生态学的进一步发展，尤其是关于种群调节和种群数学模型的研究。50年代冷泉港会议上种群调节问题的大论战。从Nicholson的《动物种群的平衡》开始，到英国的拉克(Lack, 1954)发表的《动物数量的自然调节》，澳大利亚安德列沃斯(Andrewartha, 1954)的《动物的分布与多度》。苏联的纳乌莫夫(Наумов, 1955)也著有内容较为丰富的、有价值的《动物生态学》(1963年再版)。在种群调节学说中，还发展了自动调节学说，如美国的克里斯琴(Christian, 1950)的内分泌调节学说，温·爱德华(Wynne-Edwards, 1952)的行为调节学说和奇蒂(Chitty, 1955)等的遗传调节学说。70年代出版了一批种群生态学专著，如Hutchinson (1977), Dempster (1975), Varley (1974), Caughley (1977), Snyder (1976), MacArthur 等 (1966), Solomon (1976) 和 Williamson (1972) 等。加拿大的克雷布斯(Krebs, 1972, 1978, 1985)的生态学教科书则强调了对自然种群的实验分析，他的书自1972年以来已出了三版，并被各国生态学工作者公认为一本好的教科书。另一方面，梅(May, 1974)等应用数学模型方法进行理论种群研究，获得颇有成效的进展，并发展了理论生态学。哈帕尔(Harper, 1977)突破了研究植物种群的困难，发展了植物种群生态学，如Silvertown (1982)的《植物种群生态学引论》，并使动、植物种群生态学融为一体，如Begon等(1981)的《种群生态学：动植物研究的统一》和以后的许多普通生态学教材。60年代后种群遗传学与种群生态学交叉结合，形成了统一的种群生物学和生态遗传学，如Ford (1964)的《生态遗传学》，Sorbrig等(1979)的《种群生物学引论和进化论》，Roughgarden (1979)的《进化遗传学理论与进化生态学》。

2. 生态学、行为学和进化论相结合，形成了很有发展前景的进化生态学。进化生态学的提出是Orians (1962)，而在70年代获得较显著的发展，一时出现多本专著，如Pianka (1974)、Emlen (1973)、Shorrocks (1984)和苏联学者所著并译成英文的Shvarts (1977)都以《进化生态学》和类似书名出版。Futuyma (1983)则编著了《协同进化》。

3. 行为生态学的发展。德国的罗伦兹(Lorenz, 1950)和丁伯根(Tinbergen, 1951, 1953)发展了行为生态学，他们二人均是诺贝尔奖金获得者。他们的工作把行为研究提高到一个新的阶段。Wilson (1975)的《社会生物学：新的综合》是一部名著，随后Krebs J. (1978, 1987)编写了第一本《行为生态学引论》的专著，并先后出了两版，至于从进化论角度研究行为的则有Alock (1975)的《动物的行为：进化研究》和Barnard (1983)的《动物的行为：生态学 and 进化论》。

4. 化学生态学。种间和种内相互作用，都会依赖于化学物质，它又是群落和生态系统的基础。但生态学考虑信息等作用为时不长。第一本是Sondheimer等(1969)的《化学生态学》。

以后有 Barbier (1979) 的《化学生态学引论》(由 1976 法文版译出), 并由此发展形成了生物化学生态学, 如 Harborne (1988) 的《生态生物化学引论》。

5. 70 年代以后, 群落生态学有明显发展, 并标志着由描述群落结构、经定量分析、包括排序和数量分类, 进而探讨群落结构形成的机理。如 Strong 等(1984)的《生态群落》, Gee 等(1987)的《群落的组织》(Organization of Communities) 和 Mastings (1988) 的《群落生态学》文集。Tilman (1982, 1988) 则从植物对资源竞争模型研究开始发展了群落结构理论, 如《资源竞争与植物群落》和《植物对策与植物群落的结构和动态》。Schoener (1986) 则明确提出《群落生态的机理性研究: 一种新还原论?》。

6. 生态系统生态学研究可以说是 70 年代以后生态学发展的主流。这是从 E·奥德姆(E.Odum) 开始的, 他的《生态学基础》一书出了三版(1953, 1959, 1971), 对于生态学教学和研究的发展产生了重大的影响。他的弟弟 H·奥德姆(H.Odum, 1957)和哈奇森(Hutchinson, 1970) 分别从营养动态概念着手, 进一步开拓了生态系统的能流和能量收支的研究。英国的奥维英顿(Ovington, 1957) 和苏联的罗丁(Rodin) 和瓦西列维克(Bazilevic, 1967) 相继研究了营养物质循环。E·奥德姆和马格列夫(Margalef, 1967) 进一步研究了生态系统中结构和功能之间的调节和相互作用, 到 Polunin (1986) 的《生态系统理论和应用》的文集。生态系统的分解作用在 Odum 以后进一步受重视, 如 Swift 等(1979)的《陆地生态系统的分解过程》。另一方面, 在食物网的理论研究上也有明显进展, 特别是其一些统计规律和预测模型(如级联模型 cascade model); 如 Cohen (1978) 的《食物网和生态位空间》, 1990 的《群落食物网: 资料和理论》和 Pimm(1982) 的《食物网》。实验生态系统研究是另一个重要方向, 包括微宇宙和中宇宙的研究, 如 witt 等(1978)的《陆地微宇宙和环境化学》, Giesy (1980) 的《生态学研究中的微宇宙》。

系统生态学的发展是系统分析与生态学的结合, 进一步丰富了本学科的方法论, 并产生了系统生态学, 这是划时代的认识论的提高。系统生态学之所以发展成为一个独立的分支, 主要的原因是出现了威力超常的现代的形式体系化研究方法, 诸如电子计算机的运用, 控制论和其他数学理论, 数学模型研究在生态学中得到迅速而广泛的应用等(Patten, 1971; Odum, 1983; Jorgenson, 1983)。生态学中模型研究的应用与系统生态学是比较难以分开的, 这方面专著不少, 如 Smith (1975) 的《生态学模型》, Jorgensen (1983) 等的《应用于环境管理的生态学模型》。美国的 International Co-operative Publishing House 为此出版一套统计生态学丛书(G.P.Patil 主编的 Statistical Ecology series), 共 13 卷。

7. 现代生态学是往宏观和微观两极发展, 虽然宏观的是主流, 微观生态学的成就也不应忽视。在生理生态学方面 80 年代以来的重要专著有 Townsend 等(1981)的《生理生态学: 对资源利用的进化研究》, 其再版改名为 Sibly 等(1987)的《生理生态学: 进化研究》, 其作者之一 Calow 并创办了《Functional Ecology》新刊物(1987 年开始, 由英国生态学会主办)。1986 在华盛顿 D.C. 开了有 20 余名专家的讨论会, 研究生理生态学新方向, 提出了发展有机体生物学(organismal biology) 的一个多学科综合研究方向, 它反映在 Feder 等(1987)的《生态生理学新方向》一书中。此外, Gates (1980) 编著了《生物物理生态学》专著, Prosser (1986) 晚年著作《适应生物学: 分子到有机体》和 Conrad (1983) 的《适应力: 从分子到生态系统的变异性的意义》。至于能量生态学研究更是由 IBP 计划开始, 有大量研究成果的领域。植物生理生态学在近几十年同样获得显著进展, 如 Larcher(1983) 的《植物生理生态学》。

8. 1970 年以来, 生态学迅速发展的另一非常重要特点是应用生态学的发展, 其方向之多,

与其它自然科学和社会科学结合点之多,五彩缤纷,使人感到难以给予划定范围和界限。限于我们水平和专业的局限性,仅介绍某些显著的领域。生态学与人类环境问题研究的结合,大约是70年代后应用生态学中最重要的领域。这不仅是污染生态学的发展,还促进保护生物学(conversation Biology)、生态毒理学(ecotoxicology)、生物监察(Biological Monitoring)、生态系统的恢复和重建(Restoration, Reclamation)、生物多样性的保护等方向。经济生态学(马世骏,1983)、生态工程(马世骏,1984; Matsch 等,1989)和社会生态学(马尔科夫,1989)也都是在与发展社会经济、保护人类生存环境相结合而产生的。值得提出的是社会—经济—自然复合生态系统(马世骏,1983)或人类生态系统(Clapham,1981)的提出,和人类生态学(Sargent,1974; Ehrlich,1973)的发展,而 Ehrlich 等(1977)的《生态科学:种群、资源、环境》实际上也是该领域的专著或强调与人类关系的基础生态学教材。此外,在农业生态学发展上,有 Spedding (1975) 的《农业系统的生物学》、Cox 等(1979) 的《农业生态学》和 Lowrance 等(1984)的《农业生态系统》;而城市生态学方面则有 Stearns 等的《城市生态系统:整体研究》和 Boyden 等(1981)的《一个城市的生态学及其公众》、汪如松(1988)的《高效·和谐:城市生态调控原则与方法》。

9. 与应用领域密切相关,而与生态学理论更加密切的全球生态学和景观生态学是近十余年发展起来的新方向,前者有 Lovelock (1988) 的《The ages of Gaia》和 Rambler(1989) 的《全球生态学》,后者如 Naveh 等(1983)的《景观生态学:理论和应用》和 Forman 等(1986) 的《景观生态学》。

四、生态学的分支学科

目前,生态学已发展成为庞大的学科体系,可按下列方式划分为不同的分支学科。

(一) 按研究的生物组织水平(或层次)分

个体生态学 ecology of individuals

种群生态学 ecology of population

群落生态学 community ecology

生态系统生态学 ecosystem ecology

由于 autecology (个体生态学)和 synecology (群体生态学)的概念容易混淆,所以目前一般避免应用。

全球生态学 Global ecology, 或/和生物圈生态学 (ecology of biosphere), 则可被认为更高层次的新兴尚未充分成熟的分支学科。

(二) 按生物分类划分为

动物生态学 animal ecology

植物生态学 plant ecology

微生物生态学 microbial ecology

同样,动物生态学还可进一步划分为昆虫生态学、鱼类生态学、兽类生态学等等。此外,还有独立的人类生态学 (human ecology)。

(三) 按栖息地类别划分

淡水生态学 fresh-water ecology

海洋生态学 marine ecology

河口生态学 estuary ecology

陆地生态学 terrestrial ecology

陆地生态学还可进一步划分为森林生态学(forest ecology)、荒漠生态学(desert ecology)和草地生态学(grassland ecology)等。此外,还有湿地生态学(wetland ecology)、热带生态学(tropical ecology)等。

(四) 由于生态学与其他学科的相互渗透,因而形成一系列边缘科学,如

地理生态学 geographic ecology

数学生态学 mathematical ecology

化学生态学 chemical ecology

生理生态学 physiological ecology

进化生态学 evolutionary ecology

经济生态学 economical ecology

行为生态学 behavioral ecology

生物物理生态学 (biophysical ecology)

(五) 生态学作为一门与生产实践密切联系的科学,于是便产生了一系列应用生态学(applied ecology)的分支

农业生态学 agro-ecology

资源生态学 resource ecology

污染生态学 pollution ecology

渔业生态学 fishery ecology

放射生态学 radio-ecology

野生动物生态学 ecology of wildlife

城市生态学 urban ecology

生态工程 ecological engineering。

五、生态学的研究方法

由于生态学已发展成为庞大的学科体系,生态学的研究内容和范围非常广泛,其研究方法亦随之变得十分复杂。由于近代生态学的发展,主要是与其他学科的相互渗透,走发展边缘科学的道路,所以生态学的研究方法,有许多是与邻近科学相同,或直接取自有关学科。当然也还有一部分是为生态学所独有的特殊方法。

因为生态学是研究生物与环境 and 生物相互之间关系的学科,因此,生态学的研究方法可以划分为对环境的研究方法和对生物的研究方法两部分。

(一) 对环境的研究

可分为环境因子的测定法和控制法。

地球上的环境主要分为大气、水域和陆地(包括土壤)。大气中有湿度、温度、气压、气流、空气的化学成分等,其测定方法一般是与气象学使用的仪器和方法相同。有许多生态学研究工作者常常直接选用气象站系统的记录和报告。水体中有水的温度、浑浊度、pH 溶氧、营养物质含量、水流、压力等等,其测定方法一般也与海洋学和湖沼学相同。土壤的结构和理化性质,同样是生态学工作者所需要的数据,尤其是对于植物生态学者而言。生态学工作者有时也根据自己的特殊需要来设计测定环境因子的方法,例如,测量洞穴中或巢中的温度,群体中的微气候等。因为生态学研究工作者与环境污染问题的联系日益密切,因此,生态学工作者需要分析环

境中和生物体内的重金属、农药、放射性化合物、有机污染物的含量,这是促使现代理化分析技术和利用电子仪器、遥控技术、放射性同位素测试等更加普及的原因。

除测定环境因子以外,生态学家为了应用实验研究方法,往往要建立和控制自己所选的环境条件。诸如某个温度、湿度,或者恒温、恒湿、恒浊,或者模拟自然光照或温度的昼夜节律,和造成温梯、湿梯等人工环境,以便直接观察在各种模拟环境中的动物生理反映和行为。生理生态学或环境生理学研究方法及其成果,早在本世纪 20 年代就已得到充分发展,并由此提出了耐受性生态学 (tolerance ecology) 和较现代的逆境生态学 (stress ecology) 等概念。

近代生态学还发展模拟整个环境系统的所谓模拟实验室。例如人工模拟一块草地,一个水体(所谓微宇宙 microcosm),或用庞大的塑料套,沉于海中,形成一个自海面到海底的隔离水柱,即所谓受控生态系统 (controlled ecosystem)。当然,这种模拟整个生物群落和生态系统所进行的实验研究,系统中不只包括环境,同时也包括生物成分。

对于动物生态学工作来说,植物是动物的环境;对于陆地环境来说,植被的类型是划分生境的首要依据。诸如草地、森林、沼泽、荒漠等的面貌,首先取决于植被类型。因此,作为动物生态学研究工作者,必须同时掌握植被的研究和分析方法。

由于环境条件及其变化十分复杂,因而涉及的专业也十分多,如气象学、水文学、自然地理学、土壤学等等。当然,一个生态学工作者要完全掌握这些知识是不可能的。但至少应该了解其应用价值,然后与这些专业工作者密切协作,组成综合研究的队伍,去共同完成研究任务。

(二) 对生物的研究

根据研究的组织层次不同,如个体的、种群的、群落的和生态系统的,其研究方法和重点也有不同。

1. 鉴定动物和植物名称的分类技术:要研究生态学,首先就要认清要研究的是什么生物,学名是什么?由此可见,分类学是生态学的基础。当然,由于动植物种类繁多,一个人要认识全部动植物是不可能的,但至少要对自己的工作地区内的有关物种和自己的研究对象及其邻近种十分熟悉。生态学研究的是在自然界中活的生物及其周围环境的关系,我们往往要在不打死、或不过分惊动的情况下,直接观察动物的生态习性和行为。正因为这样,在野外条件下,根据动物的外形、体色、活动、声音、行为、栖息地等特征来鉴别动物种类的技术就显得十分重要;对于白天活动、易于观察的鸟类、昆虫、爬行动物等尤其如此。因此,望远镜、照相机就成了野外生态学家或博物学家 (naturalist) 所必备的仪器,而直接观察的记录和日记则仍是一种最基本的方法。当然,为着正确地肯定动植物的种类,有时也要捕捉一些个体,按照严格的、经典的分类鉴别方法来订出其学名。

2. 数量统计方法:种群生态学是动物生态学的基础,数量统计 (census) 则是生态学特有的方法。数量统计分现时数量和长期数量两种。现时数量调查只能了解当时的生物密度,个体数或以重量为指标的生物量。现存量 (standing crop) 的概念适用于它。长期数量调查的目的则是研究该生物的数量动态,分析其变化规律。数量调查的方法分绝对数量调查和相对数量调查,前者获得单位面积上的绝对数量,后者只相对地表现数量高低。相对数量调查又分直接数量指标和间接数量指标,前者以动物个体数或重量为指标,后者则以动物的洞穴粪便、活动痕迹、鸣声等相对指标表示数量高低。

具体的数量调查方法,随动物的种类、工作的生境,甚至季节而异。由于生态学的发展,人们对于各个大类群的动物,都已形成一套相对完整而独立的调查方法。按照自己的专业,动物生态学工作者选读不同的专著,如昆虫生态学、陆生脊椎动物生态学、鱼类生态学等。不久前

出版中译本的《生态学研究方法——适用于昆虫种群的研究》(索思伍德, 1984)和《动物生态学研究法》(伊藤嘉照等, 1985)主要可供昆虫生态学工作者使用。至于陆生脊椎动物学工作者, 可参考①Davis(1982), *Handbook of Census Methods for Terrestrial Vertebrates*; ②Новиков(1953), *Полевые исследования по экологии наземных животных*; ③Формозов(1959), *География населения наземных животных и методы его изучения*。对于鱼类生态学工作者, 不久前出版的中译本《鱼类种群生物统计学的计算手册》(里克, 1984)是很有用的工具书。此外, 关于淡水生态学有: Andrews(1972), *A Guide to the study of Freshwater Ecology*; 土壤生态学有: Andrews(1972), *A Guide to the study of Soil Ecology*; 有关野生动物的有: Giles(1969), *Wildlife Management Techniques*。澳大利亚生态学家 Caughley(1977), *Analysis of Vertebrate Population* 也是一本很有用的工具书。

3. 出生率、死亡率、迁移扩散、食性、昼夜节律、生活史、行为等各种生态特征的观察和实验方法: 在进行种群数量统计的同时, 为了解分析变动的因果关系, 就要分析种群的结构(年龄结构和性别结构、社群等级结构、空间结构, 如领域)、种群的繁殖率、死亡率和迁移活动情况。在这些生态学特征的研究中, 有几个方法是很重要的。一是年龄鉴定方法, 例如鱼类常根据鳞片, 兽类根据牙齿、头骨和水晶体。二是繁殖生物学研究方法, 例如分析鱼类卵巢的发育阶段, 鸟兽的性腺和子宫状况, 包括胚胎、黄体、子宫斑等。三是标志或环志的方法标志方法很多, 包括着色、挂环、标号、切趾、放射性物质标志等, 随动物的种类而异。近来常在动物身上安装上微型发报机, 然后在附近用接收装置观察动物的活动情况。遥测(telemetry)的应用发展很快, 如 Cheesman(1982)的《脊椎动物的遥测研究》和 Kenward(1987)的《野生动物的无线电追踪》等。四是生命表分析, 更多的应用统计学和数学生态学方法。

在种群生态学研究, 除了应用野外调查方法以外, 同样也广泛应用实验研究方法。例如可通过单种实验种群研究种群的增长与环境因子的关系, 两个种群间的相互关系, 如竞争、捕食、寄生关系对于种群动态的影响。利用实验种群研究已取得很大成功, 并在此基础上发展了种群动态的数学模型研究。

4. 群落生态学的研究方法。直接描述群落的外貌, 分析群落的结构和组成成分, 常用的有关联分析法、梯度分析和排序(ordination)、物种多样性研究、生态位宽度及重叠等, 其研究方法除进行取样以外, 还大量地应用数学方法。植物群落生态学的研究, 远较动物群落生态学深入。阳含熙、卢泽愚所著(1983)的《植物生态学的数量分类方法》和皮洛的《数学生态学引论》(中译本, 1978)都是很好的参考书, 至于动物研究方面, 可参考索思伍德的生态学研究方法第13章。

5. 生态系统的研究方法: 在近代生态系统生态学的研究中, 有两个主要方向。其一是生产力的研究, 发展了生产力生态学(productivity ecology); 另一是物流研究。动物的生产力属于次级生产力范畴。对消费者生产力的估计, 一方面要应用生理学方法测定动物的消化率、同化率、摄食量、代谢率等生理参数, 同时还要测食物、粪尿和身体的热值。另一方面, 还要取得种群数量或生物量, 出生率、增长率等生态学参数, 然后根据适当的数学模型来估计出生产力指标。介绍这些方法的参考书有对陆生动物的: Grodzinski等(1975), *IBP Handbook No. 24, Methods for Ecological Bioenergetics*; Petrusewicz等(1970), *Productivity of terrestrial animals: Principles and Methods*; 对淡水生物的: Edmondson(1971), "A Manual on Methods for Assessments of Secondary Production in Fresh Water" (IBP手册第17卷)。

在物流研究中,有两种最常用的研究技术。一是同位素标志追踪,观察它们在各亚系统之间的运行渠道,各环节的利用率和积累量,以及在整个生态系统中的循环规律。例如,许多地区在农田、草原、森林或湖河淡水生态系统中所进行的 C、N、P 等元素的循环研究。二是模拟技术,或叫数学模型研究,这是 70 年代发展起来的一种新技术,我们在介绍现代生态学特点时已稍有提及。详细介绍系统分析或生态学模型不是这本书的任务,读者如有兴趣,可参考一些引论性书籍。如索思伍德(1984): 生态学研究方法的第 12 章;Jeffer (1978), *An Introduction to Systems Analysis, with Ecological Applications*; H.Odum (1983), *Systems Ecology*“An Introduction”;

(三) 野外研究、实验研究和数学模型研究的相对意义

生态学的研究方法,从另一个角度,又可划分为野外(或称田间)研究、实验研究和数学模型研究三大类方法。野外研究和实验研究的划分,早在本世纪 20 年代已经开始,其代表就是谢尔福德(1929)的《实验室与野外生态学》(Shelford, *Laboratory and Field Ecology*)一书。50 年代,苏联学者 Калабухов (1951) 也著有《陆生脊椎动物生态学实验研究法》(中译本, 1959)。对于生态学中的实验生态学方向和应用实验研究法,过去长期存在着争议,学者持有互相对立的态度。一些学者反对生态学中的实验生态研究,认为动物在自然状况下的生活完全不同于在实验室条件中。经过人工捕捉、操作、进行实验,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。另一些学者则强调在生态学中搞实验研究的重要性,认为生态学的研究必须从在自然界中的直接观察,即描述性的阶段,发展为实验性的,从而能够获得重复性和科学性。

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,如按方法的分量和使用的频繁程度来看,野外研究无疑仍然是主要的。例如,在种群生态学研究中,对自然种群动态的资料,是分析种群动态,找出规律的基础,没有这种深入的实际工作为基础,往往会使实验种群和理论种群(学者往往把数学模型所研究的抽象的种群叫做理论种群)的研究陷入盲目性。遗憾的是,到目前为止,人们只对极少数的动物进行过这种长期、深入的实际调查,因此,今后还应进一步强调这种对自然种群进行长期的实际调查的必要性。另一方面,影响自然种群动态的因素是综合的。环境中的一切因素,包括非生物和生物的,种群本身内部的,都共同影响种群的数量变动,因此,造成了对自然种群动态因果分析的复杂性,正因为这样,对同一自然种群动态资料,不同人往往有不同的因果解释,甚至会产生互相对立的结论。

在生态学中,实验研究是分析因果关系的一种有用的补充手段。例如在实验室中,控制恒定环境,只变动其中一个或几个因素,以观察种群生态学特征的变化,如观察温度、湿度、光照、食物的质和量、密度对于种群繁殖率、存活率、行为、内分泌的影响等。用实验研究方法,同样能有成效地研究两个物种种群间的相互作用,如种间竞争、捕食作用等。动物实验种群研究,已积累了丰富的经验和资料,并对单种种群增长型,两种混合种群的相互的数量关系等方面,提出了很多有价值的原理。例如种群的内分泌调节学说;两个种群相互作用中的竞争排斥原理等,都从实验种群研究中获得强有力的证据。

实验研究的优点是条件控制严格,对结果的分析比较可靠,重复性强,但同时也有缺点,就是实验室条件往往与野外自然状态下的条件有区别。例如,动物在实验条件下可能出现与在自然界中不同的行为,甚至异常的行为。这就是把实验室研究结果推广去解释自然种群动态时经常受到批评的原因。

因此,作为一个优秀的生态学工作者,不应去肯定一类方法和否定另一类方法,而应该在自己的研究工作中,分析这两类方法的相对优缺点,适用性,采取多种手段,互相补充,取长补短,即同时兼用野外研究和实验研究方法,来发展自己的研究工作。

近几十年来,还发展了在自然条件下进行实验研究的方法,这类方法介于上述两类之间。例如,在划定的试验区中进行围栏(fence)试验,防止种群的扩散;或对自然种群进行人工去除(artificial removal),去除种群的一部分;或进行补食、施肥等改变食物资源条件的试验,并通过观察试验区和对照区的种群统计参数,从而去阐明种群动态的机制。这是一类颇有成效的研究途径。在人类利用资源(例如渔业、捕捞或狩猎业)中,比较研究被利用种群和对照种群,或不同利用强度的种群,从而获得有关最优种群结构和最优利用方案,这同样是一种对自然种群进行实验研究的方法。

由于空间异质性和环境的斑块性(patchiness)对于动物的个体行为、种群动态、种间相互作用和群落结构都有重大的影响,近来发展了把自然生境分隔成为大小、形状和配置不同的分段(称为 fragmentation, 碎裂),研究比较空间异质性的影响规律。该方法不仅应用了野外的实验研究法的优点,而且能在野外条件下把个体行为和生活史研究、种群动态和种间相互作用研究,甚至群落结构、多样性及其动态研究结合起来,是一类很有发展前途的生态学研究方法。

对种群的数学模型研究是利用数学手段,描述种群的状态或种群的动态机制,并进行模拟(即模型试验)预测种群的行为和数量动态。数学模型研究的对象是抽象的种群,用一句中国古语来说,这种方法好比是“纸上谈兵”。但这句谚语是贬意的,而我们说的“纸上谈兵”却是讨论双方的各种兵力部署,并对各种作战对策的可能性进行比较。这对于学习战略战术,甚至预测战斗结局,指导战争都是很有用的。数学模型研究与客观实际距离甚远,倘若用得不得法,就可能走上歧途。但其优点是高度的抽象,由于高度抽象,从而可以进行“真实种群所不能对付的研究”。例如模拟一次疾病在种群中大流行的后果,或模拟一种有毒污染物在生态系统中的影响后果等。这在真实系统中进行实验是不可能的。在种群生态学研究,对单种种群和混合种群的数学模型研究也有多年历史。随着电子计算机和近代数学方法的应用,种群动态的模型研究已取得重大进展,尤其是用系统分析方法进行动态分析和最优控制,已成为这个领域中很受重视的课题。理论生态学(theoretical ecology)是近代生态学的这样的一个分支,有的学者认为,它的发展,将使生态学由描述性的科学发展成为象物理学一样,能进行精确的数学处理和定量预测的理论科学。Roughgarden 等(1989)汇编的《Perspectives in Ecological Theory》一书,非常明晰地介绍了通过模型研究对于生态学各层次研究所作的贡献和发展的前景探讨,实为一本当代生态学的良著,值得一读,并可作为追索进展的一本工具。

实验种群研究和数学模型研究,都给生态学带来了重大进展,在今后的生态学发展中,还将日益受到重视。但这种进展是以野外的、在自然情况下的生态学研究结果为基础的。设计实验种群研究和数学模型研究思想和概念结构,都必须来源于对客观实际系统的深入研究,而实验和模型研究的结果,也必须再回到实际系统去检验,用实践来证明其正确性,并修改模型和发展模型。例如,对于种群生态学,实验研究,尤其是数学模型研究是一种研究方法,它能协助分析自然种群动态及其调节机制。但是,研究分析和控制自然种群的动态才是人类研究种群生态学的目的所在。

遥感(remote sensing)在过去 10 余年有巨大发展和变化,虽然应用航测照片和判读作为生态学研究已有 50 多年历史。下面我们直接引用《生物学中的机会》节译本(中国科学院生