



2006年最新成人高考丛书系列

# 全国各类成人高等学校招生考试统考教材 (专升本)

# 生态学基础

SHENGTAIXUE JICHIU

北京师范大学成人高考教材组 编

李维炯 主编



北京邮电大学出版社  
<http://www.buptpress.com>

## 出版说明

为了使学生在复习备考过程中不至于迷失方向，学习更有针对性，以达到事半功倍的效果，北京师范大学成人考试教材编写组的朱家珏、程正方、周星、梁中义、李仲来等教授接到最新考试大纲后亲自主笔认真地修订了本次的《全国各类成人高等学校招生考试专升本统考教材》。参加本套教材修订的这些教授在我国教育战线德高望重，他们很多都参加了大纲的修订和考试命题工作，他们严谨的作风以及对成人高考（专升本）准确到位的把握，使本丛书修订后奉献给读者，更能起到良好的效果。在修订的过程中，本着对教学认真负责的原则，坚持了以大纲为依据；坚持了以教学为目标；坚持了以突出成人考试特点为方向。

本套丛书共分十门课程，《政治》、《英语》、《大学语文》、《教育理论》、《高数（一）》、《高数（二）》、《艺术概论》、《民法》、《生态学基础》、《医学综合》。

在修订的过程中，丛书仍然坚持了下面三个特点：第一、注重针对成人学习的特点，强调科学性；第二、注重试题解释应试能力训练，强调实用性；第三、注重吸收新知识、新成果，强调时代性。

本丛书可选作成人高考教学的标准教材，同时对高中以上相关人员自学、教研都很有参考价值。

编 者

# 目 录

<b>第一章 绪 论 .....</b>	1
第一节 生态学的概念与研究内容 .....	1
第二节 生态学的发展简史及发展趋势 .....	6
第三节 生态学的研究方法 .....	11
本章复习参考题 .....	13
<b>第二章 生物与环境 .....</b>	14
第一节 环境与生态因子 .....	14
第二节 生物与光因子 .....	21
第三节 生物与温度因子 .....	27
第四节 生物与水因子 .....	38
第五节 生物与土壤因子 .....	42
第六节 生物与大气因子 .....	55
第七节 生物与地形因子 .....	63
本章复习参考题 .....	67
<b>第三章 种群生态 .....</b>	68
第一节 种群的概念和基本特征 .....	68
第二节 自然种群的数量变动 .....	74
第三节 种内、种间关系 .....	84
第四节 种群的进化与适应 .....	94
本章复习参考题 .....	102
<b>第四章 群落生态 .....</b>	103
第一节 生物群落的概念与特征 .....	103
第二节 生物群落的种类组成与数量特征 .....	105
第三节 生物群落的结构特征 .....	110
第四节 生物群落的发生与演替 .....	115
第五节 生物群落的分类与分布 .....	129
本章复习参考题 .....	140

<b>第五章 生态系统</b>	141
第一节 生态系统概述	141
第二节 生生态系统的能量流动	159
第三节 生生态系统的物质循环	177
第四节 生态系统的发展与稳定	189
本章复习参考题	192
<b>第六章 应用生态学</b>	193
第一节 全球生态问题	193
第二节 可持续发展与生态农业	208
本章复习参考题	217
<b>附录部分</b>	218
2006 年成人高等学校专升本招生全国统一考试生态学基础全真模拟试卷	218
参考答案	222
2005 年成人高等学校专升本招生全国统一考试生态学基础试卷	223
参考答案	228
全国各类成人高等学校招生复习考试大纲	230

# 第一章 绪论

1869年,德国生物学家E·Haeckel首次提出了生态学的概念并赋予了确切的定义。自那以后,100多年来生态学发展之快、渗透之广是令人瞩目的。生态学已经成为近代国际上最活跃的学科之一。其分支学科已达数十个甚至上百个,而且形成了许多交叉或边缘学科。如今,生态学词汇在越来越多的人们口中流行甚至到了泛滥的地步,以至于有些学者担心生态学“变得庞杂而缺乏系统”,“失去自己的学科特色”和“失去自己的学科边界”。生态学之所以会形成现在这样一种蓬勃发展的局面,一方面因为自工业革命以来,人类在经过了一段时期的发展以后,越来越面临着“资源、人口、能源、环境、粮食”五大发展危机的挑战,而在协调人与自然的关系,挽救人类命运方面,生态学的作用是任何其他学科所不能代替的;另一方面由于以系统论、信息论和控制论为代表的现代科学理论以及计算机技术的发展,为生态学的发展提供了必要的科学理论和方法论的基础。人类实践的需要和科学理论的发展,是推动生态学迅猛发展的强大推动力,促使生态学正以其丰富的内涵、全新的视野及观点和方法论的创新,在科学界占据着越来越重要的地位。可以说,生态学发展掀起了一场现代科学思维方式的革命,是生态学为现代科学发展提供了多维的系统观;是现代生态学突破了纯粹自然规律研究的局限,强调优化人类生存条件的生态观和观察、认识改造世界的方法论。生态学现在已逐渐发展成为一个用现代理论与高科技武装起来的多个学科交叉的庞大学科,有着广泛的学科来源和坚实的实践基础。

但是,由于生态学多面临的是多变量、多层次、多功能,关系极端庞杂的自组织系统,现有的生态学理论和方法还不能完全解释所有的问题。尤其我国是一个生态破坏严重的国家,又是一个人口众多、自然资源相对数量并不富裕的国家,如何在市场经济条件下,既发展经济,又不破坏环境,走持续发展的道路,有许多理论和实践问题还需要探讨,而这些必须以深刻的生态学理论为指导。而且,生存和发展问题不仅是科学问题,也是社会问题,要依靠研究、教育和环境决策三部分相互作用,因此,生态学原理和知识的普及,是社会可持续发展的需要,是人类生存的需要。所以,联合国教科文组织要求把生态学知识普及到每一个人。人类要在提倡物质文明、精神文明的同时,提倡生态文明。

## 第一节 生态学的概念与研究内容

### 一、生态学的概念

生态学(ecology)一词是由德国生物学家E·Haeckel于1866年在其著作《有机体的普通形态学》中第一次提出的。Ecology最早起源于两个希腊单词oikos(住所或生活所在地)和logos(研究或讨论),oikologie从字面上解释是生境的科学。E·Haeckel首次提出的定义为:“生态学是动物与有机和无机环境的全部关系”。后来,在生态学科形成和发展过程中,许多学者相继提出自己的见解,如“研究生物体与其周围环境之间关系的科学”、“研究生物与环境间关系的各种形式的学科”、“自然界的结构与功能的研究”等,更简短的定义为“环境的生物学”。通常情况下,广泛采用的生态学定义是“研究生物与环境之间相互关系及其作用机理的科学”或者是“生活着的生物及其环境之间相互联系的科学”。

从对生态学多种多样的定义表达中显示出鲜明的时代色彩,标志着生态学的发展。如著名的生态学家奥德姆在八十年代提出:“生态学是研究生态系统结构与功能的科学”。我国生态学家马世骏认为:“生态学



是一门多科性的自然科学,是研究生物与环境之间相互作用及其机理的科学”。后来又进一步提出生态学不仅是一门包括人类在内的自然科学,也是一门包括自然在内的人文科学。现在,世界上的多数人理解生态学为:研究人、生物和环境的相互关系,研究自然生态系统和人类生态系统结构、功能及其相互关系的科学。因此可以说,随着传统生态学向现代生态学的发展,生态学的定义也在不断扩展和深化,现代生态学已成为一门探讨生命系统与环境系统相互作用规律的学科。环境系统指所有影响生命系统的物理因素(如土壤、岩石、温度、光照、水等)和生物因素的总和,而生命系统的内涵不仅仅是动植物和微生物,还包含人类本身。生命系统与环境系统的关系,可简单地概括为协同进化、适应生存的关系,因此也有人认为:生态学是生命系统适应生存的科学,是存活对策的科学。

## 二、生态学的研究对象和内容

### (一) 生态学的研究对象

生态学的研究范围广,甚至有人认为生态学没有任何特殊研究对象。事实上,生态学的每一个具体问题都有自身特殊的研究对象,这个对象即是“生态系统”。生态学有许多不同的研究领域,要么集中于特定的区域,要么利用一定的方法解决特定的问题,但相对每一个研究领域或问题都有其明确的界定,这个特定的区域就是生态系统,特定问题也是一定生态系统内的问题。因此,生态学的研究对象是一定的生态系统。

从前面生态学的定义以及拓展变化可以看出生态学研究内容的复杂性。早期生态学是研究生物与环境相互关系的生物学分支,经典生态学研究的最低层次是有机体(个体),随着生物学向宏观方向的变化,生态学作为宏观生物学主要以个体、种群、群落等宏观方向不同等级的生命体系为研究对象。现代生态学研究的重点在于生态系统和生物圈内各组织层次中组成成分之间,尤其是生物与环境、生物与生物之间的相互作用。因此,现代生态学的研究对象既不是生物,也不是环境,而是由生物与环境相互作用构成的整体——生态系统。

### (二) 生态学的研究内容

生态学的研究内容无论是经典生态学研究生物与环境的关系,还是现代生态学研究生态系统结构与功能,都是研究一定实体(生态系统)内各层次、各要素的相互作用规律。当然,这个包含生命成分的实体有大有小,大到生物圈,小到一滴水;实体内的层次及组成要素也有简有繁,具体情况视研究目的而定。

1. 个体生态学(Autecology)。个体生态学以生物的个体为研究对象。个体是生物存在的基本单元。个体生态学研究生物个体生长发育与环境条件之间的关系,研究环境因子对生物个体的影响以及生物对环境的适应性,生物体与环境的能量、物质间的关系,数量与质量的动态关系,以确定某个生物种对各生态因素的稳定性与趋向性的界限,探讨环境对有机体的形态、生理和行为的影响。其基本内容与生理生态相当。

2. 种群生态学(Population ecology)。种群是指一定时间、一定区域内同种个体的组合。在自然界中一般一个物种总是以种群的形式存在。因此种群是物种的存在单位、繁殖单位和进化单位。种群生态学是研究种群与环境的相互关系,以阐明各个生物种群的存在条件和分布状况,在不同的群落生境中,各生物种群的存在方式、结构、增长数量及动态等特征。主要内容是研究种群密度、出生率、死亡率、存在率和种群的增长规律及调控措施和方法,达到种群的合理控制。

3. 群落生态学(Community ecology)。群落是由一定种类的生物种群所组成的一个生态功能单位,是占有一定空间的多种生物种群的结合体,具有一定的结构、一定的种类组成和一定的种间相互关系。群落生态学研究生物群落的组成(物种多样性)、结构(形态结构、营养结构等)、功能、形成和发展演替与其所处环境间的相互关系,各个种群的关系揭示群落的自我调节和演替规律等。

4. 生态系统生态学(Ecosystem ecology)。生态系统生态学是近年来生态学有了更新发展的重要标志。

主要研究生态系统的结构、功能、平衡、稳定及其调控机制。其特点是：研究内容扩大到系统，使个体生态与群体生态在新的基础上更加紧密结合；同时又使植物生态、动物生态、微生物生态、人类生态学、自然科学和社会科学更加紧密地相互渗透与联系起来，成为综合性最强的研究领域。

5. 景观生态学(Landscape ecology)。高于群落组织层次的等级水平，现在广泛采用“景观”(Landscape)一词来表示。景观指不同类型群落水平的集合体，景观生态学是一个新领域，主要研究生态系统的异质性组合，探讨环境、生物群落与人类社会的整体性，尤其强调人类活动在改变生物与环境方面的作用。与景观生态学层次相近的还有区域生态学，区域生态学是研究特定区域的生命系统与环境系统相互关系的科学，其重要特征是把人类作为区域生态中既普通又重要的组成部分。

6. 全球生态学(Global ecology)。区域和景观范围扩展到全球，是全球生态，也即生物圈或生态圈。这是地球上最高级的组织层次，也是最大的生态系统。由于近年来人们普遍关心的一些重大问题，如人口剧增、粮食短缺、环境污染、资源衰竭等严重威胁着支持人类生存的自然生态系统，被破坏了其原有的平衡稳定，已经成为当今世界各国共同关注的研究领域，其变化发展关系着人类的现在和未来，全球生态学目的在于培养人们树立全球观念，探讨人类生存的对策。

个体生态学、种群生态学和群落生态学基本上只研究生态的自然属性和动物生态的某些社会特征，属于传统生态学。但由于生态具有自然、社会和经济的三重性，因此生态学必然要走以区域生态和全球生态为核心的现代生态学的道路。

以上是从纵向的方面概述生态学研究内容，从横向来说，生态学的研究内容可以概括为以下几个方面：

1. 研究全球范围内的生物个体、种、种群、群落生态系统、区域和全球的生态学，研究这些不同级别水平的系统的组成结构、功能及其变化的动态特征或规律，彼此间的关系及调控。如种的分布、种的数量变动、种的行为、种的进化、种际关系，以寻找生态系统中种群的适应结构，并采用生态技术控制有害种群的发生和蔓延，合理开发利用生物资源，保护物种多样性。

2. 自然及人工生态系统生产力的研究，以提高光合作用强度及不同营养级水平生物产品的经济效益，以充分发挥生物圈的潜力来适应不断增长的人口生存的需求。尤其是对食物链结构比较单纯的人工控制的生态系统如农业生态系统，要提高物种多样性，增加食物链环节等来提高系统的生产力和资源转化效率，以获得更多的产品，满足人类的需要。

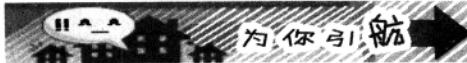
3. 能源和环境方面，提高能源利用率，运用生态工程技术把节约能源和寻找新的替代能源有机结合起来；把充分发挥和保护环境净化功能，减少污染压力和综合治理环境污染结合起来，解决发展和保护之间的矛盾。

4. 人类在生态系统中的作用以及协调人与自然的复杂关系，以改善人类的生态环境，寻求全球持续发展的途径。要充分认识到，人类所面临的五大挑战，关键是人口增长过快，必须在全球范围内，强化生态意识，用生态学的观点来认识和指导人类做到计划生育和自觉保持全球生态系统的平衡和稳定。

5. 在生态学的研究方法上不断探索和创新。联合自然科学与社会科学等学科，以生态学为桥梁，吸收数学、物理、化学的新方法，运用计算机、遥感、系统分析等近代技术，使得对生态学的研究逐渐由描述性、实验性转向解析性、综合性，从简单的描述回归模型发展到动力学模型，分析表达复杂系统中各组分的定量关系，宏观与微观结合，为宏观决策提供科学依据和手段。

### 三、生态学的分支学科

生态学的分科比较复杂，比如有些人认为生态学有两个起源因而有两个大的分支：来自数学和物理学，运用现代数学方法解释生态系统动力学，定量生态研究的分支发展成为理论生态学；来自生物学，通过大量



的实验观察,探索各类生态系统中物质能量的流动规律而发展成为应用生态学。生态学是理论的还是应用的科学,目前认识并不一致,因此,本书在讨论生态学分科时把应用性较强的分支划分在应用生态学范围内,而把偏重于基础理论方面的分科划分为理论生态学范畴。不过事实上很难严格区别理论生态学与应用生态学,因此,一般不截然分开。

生态学的分科有若干种划分方法,现列举如下:

1. 根据组织层次分类:包括个体生态学(生理生态学)、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、区域生态学(景观生态学)、生物圈生态学(又叫全球生态学)。
2. 根据生物类群分类:分为普通生态学、动物生态学、植物生态学、微生物生态学。动物生态学又按动物分类,可以细分为脊椎动物生态学、鸟类生态学、昆虫生态学等;同样植物生态学也可分为有花植物生态学、蕨类生态学、藻类生态学等。
3. 根据生境类型分类:分为水生生态学、陆地生态学和太空生态学。水生生态学又可分为海洋生态学、淡水生态学、河口湾生态学等若干分支;而陆地生态学则可分为森林生态学、草原生态学、荒漠生态学、冻原生态学、沼泽生态学、岛屿生态学、山地生态学等。此外还有宇宙生态学、空间生态学等。
4. 根据研究方法分类:如系统生态学、数学生态学、化学生态学、物理生态学、工程生态学、地理生态学等。
5. 根据交叉学科分类:如生态水科学、生态经济学、社会生态学、人类生态学、景观生态学、土地生态学、信息生态学、资源生态学等。
6. 根据应用领域分类:可分为农业生态学、农田生态学、森林生态学、渔业生态学、野生生物管理学、污染生态学(环境生态学)、放射线生态学、热生态学、自然资源保护生态学、胁迫生态学、环境卫生学、生态工程学、土地生态学、经济生态学、社会生态学、城市生态学等。

生态学源于生物学,是生物学的一个分支学科。它和形态学、生理学、遗传学、分类学、进化论、生物发生学、分子生物学等学科都是生物学的基础学科。这些学科都是从不同的范围和角度来研究所有生物共同的基本生命现象,所以它们相互之间有联系。Odum用生物学“多层蛋糕”(图1-1)来形象地确定生态学在传统生命科学划分中的地位及其相互关系。这个蛋糕按水平方向划分若干层来代表上述生物科学的各基础科学,而按垂直方向又可将蛋糕切成若干块,代表不同的分类学分支,如动物学、植物学、微生物学,以及再细分成藻类学、真菌学、昆虫学、鱼类学、鸟类学、兽类学等。由此可见生态学不仅是生物学的基础学科之一,而且是每一门分类学科的重要组成部分。在所有基础学科当中,生态学与生理学、形态学、遗传学、进化论及分类学关系较为密切,特别是生理学和形态学。因为要了解和充分认识一个器官的构造,就必须知道这个器官的生理机能,而生理机能状况又明显的与环境条件有密切关系。反之,要研究生态学,也必须掌握生理学有关知识,才能较为正确地、完善地理解环境因子对生物的各种影响。

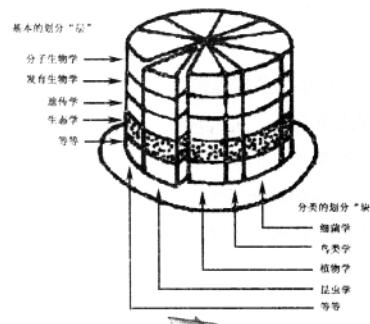


图1-1 生物学“多层蛋糕”

由于生态学问题与社会经济发展的密切关系,它又成为连接自然科学和社会科学的桥梁。因此,它已经成为许多科技人员和政府工作人员的必修课之一。系统分析将生态学和数学联系在一起。现代生态学和环境科学有着密切的关系,在研究生物包括人的自然环境因子时,又必须依靠其他自然科学知识,如物理学、化学、地质学、营养学、微生物学、气象学、气候学、海洋学、湖沼学、地理学和土壤学等。此外也还要涉及到某些社会科学,如人文科学、社会学、经济学、心理学等。

总之,按照奥德姆的观点,现代生态学的视野要放大,着重于对生态系统进行整体的综合研究。运用系统分析、计算机技术等处理复杂问题的方法,使它必然要广泛运用和吸收有关科学理论的最新研究成果和技术。由于多学科的互相渗透,已使生态学发展成为当代最活跃的前沿学科之一。





## 第二节 生态学的发展简史及发展趋势

生态学源于生物学，并且伴随着生物学的发展而发展，进而形成一门独立的学科，它像其他许多学科一样，经历了漫长的、间歇发展的历程，而且是多元起源的。一般来说，生态学发展可概括地划分为四个时期。

### 一、生态学的发展简史

#### (一) 生态学的萌芽时期(公元16世纪以前)

地球大约形成于50亿年前。地球上产生生命已有三十多亿年的历史，从那个时期起，生命与环境之间的关系就客观存在。人类的诞生，也已经有了六十多万年的历史，尤其是在原始社会以后，人类为了更好的生存，为了更多地寻找到猎物、采集到野果，不得不对动植物的生活习性及周围世界的各种自然现象进行观察，自觉与不自觉地了解和积累动植物以及自然的知识，选择栖居在生存条件较好的环境之中。因此，从远古时代起，人们实际上就已经在从事生态学工作。在一些中外书籍中，已有不少关于生态学知识的记载，早在公元前1200年，我国《尔雅》一书中就有草、木两章，记载了176种木本植物和50多种草本植物的形态与生活环境。

公元前200年以前，我国的古籍《管子·地员篇》中已记载有江淮平原上沼泽植物的带状分布与水文土质的生态关系。公元前100年前后，我国农历已确立了24节气，它反映了作物、昆虫等生物现象与气候之间的关系。其后各朝代中，有关动植物生态学的记载也不少见，如1400年前北魏贾思勰写的《齐民要术》有“凡栽一切树木，欲记其阴阳，不令转易，阴阳易位则难生”等记载，与现代农业生态学相比，其内已经包含了许多基础知识。明代李时珍著《本草纲目》中描述了不同药草的生境特点。清代陈淏子著《花镜》中有“生草木之天地既殊，则草木之性焉得不异？”的记载。

在西方，公元前三四百年左右，欧洲的亚里士多德(Aristotle, 384~322, B.C.)按栖息地把动物分为陆栖、水栖等大类，还按食性把动物分为肉食、草食、杂食及特殊食性四类。亚里士多德的学生席欧弗拉斯特(Theophrastus, 370~285, B.C.)在其著作中曾根据植物与环境的关系来区分不同树木类型，并注意到动物色泽变化是对环境的适应。

由上述资料，可见到了距今2000多年以前，人类作为地球上最高级的生物用自己的智慧创造出了灿烂的文化，从保留下来的古代以及中世纪的许多学术著作中，已经发现了许多生态学的内容，从而进入生态学科的萌芽时期，但是那时还没有出现生态学这一名词。

#### (二) 生态学的建立时期(公元17世纪至19世纪末)

进入17世纪以后，随着人类生产和社会经济的发展，生态学作为一门学科开始成长。十七世纪早期，显微镜的先驱列文霍克曾开创过“食物链”、“种群调节”这两个现代生态学主要领域的研究工作。1749年，法国人布丰(Buffon)提出“生命链”，第一次将有关动物与环境关系的知识系统化。十八、九世纪是生物学复兴时代，世界上有许多伟人致力于该学科。德国人洪堡德(A·Humboldt, 1769~1859)与英国人达尔文(Darwin, 1809~1882)都在环球旅行过程中，对生物学和地理学方面进行了多方考察，积累了大量有极高科学价值的资料。

1803年，马尔萨斯(Malthus)发表了人口论，阐述了人口增长与食物的关系。1792年德国植物学家C·L·Willdenow在《草学基础》一书中详细讨论了气候、水分与高山深谷对植物分布的影响，他的学生洪堡德发扬了老师的思想，于1807年发表了专著《植物地理学知识》，对世界的植物分布做了理论阐述，提出“植物群落”、“外貌”等概念，指出“等温线”对植物分布的意义，并和恩格尔、格莱一起创立了植物地理学。福布斯(Forbes)1843年研究了爱琴海的动物分布，指出“在不同深度的海水中，栖息着其特有的种类，这就证明了有机体与环境之间相互关系的动态特征。”1859年，达尔文发表著名的《物种起源》一书，创立了生物进化学说“天择论”。所有这

些敏锐的观察和独到的见解,都为生态学的发展奠定了坚实的基础。

1865年,勒特(Reiter)合并了两个希腊字,logos 和 oikos,构成(Oikologie)一词。1869年,德国生物学家海克尔(Ernst Heackel)在前人研究的基础上,在其专著《有机体的普通形态学》中,第一次把“研究有机体和外界环境的相互关系”命名为“生态学”,最初的定义为:“生态学是研究活的有机体生存条件,以及有机体与其赖以生存的环境之间的相互关系的科学”。

以后,丹麦植物学家瓦尔明(E·Warming)于1895年发表了他的划时代著作《以植物生态地理为基础的植物分布学》,1909年再版时改为《植物生态学》。1898年德国波恩大学教授辛柏(A·F·W·Schimper)出版《以生理为基础的植物地理学》,这两本书从植物生理功能、形态结构、环境因子的综合作用阐明了植物多种多样的生态适应性,并用进化的观点分析了植物群落的起源和发展。对19世纪末之前的生态学的研究成果进行了全面的总结,被公认为是生态学的经典著作,标志着生态学作为生物学的一门分支科学的诞生。

### (三)生态学的巩固时期(20世纪初至20世纪50年代)

1900年前后,生态学被公认为生物学的一个独立的分支学科领域,动物生态学紧跟植物生态学,并行发展起来。主要的代表人物和著作有:美国詹宁斯(Jennings, 1906)的《无脊椎动物的行为》、伯尔(Pearl, 1903)的《涡虫的行为》和《蚂蚁的社会行为》(1910)等,对动物的行为生态进行了研究。美国的亚当斯(Adams, 1909)对鸟类生态演替、谢尔福德(Shelford)对虎斑瓢虫和其它动物的生态演替研究、达文波特(Davenport, 1903)对动物群落生态学的研究……

1913年,亚当斯的《动物生态的研究指南》成为动物生态学的第一本教科书;十几年后,美国的伯斯(Pears, 1926)、英国的埃尔敦(Elton, 1927)分别著成《动物生态学》,与法国的赫塞(Hesse, 1924)写成的《动物地理学》一起成为当时动物生态学的重要著作。中国费鸿年(1937)的《动物生态学纲要》,苏联卡罗夫(Kawkapob, 1945)的《动物生态学基础》,W·C·Allee(1949)等合著的《动物生态学原理》出版,被认为是动物生态学进入成熟期的重要标志之一。植物生态学在这一时期也得到了重要的发展,主要代表人物及其著作,如英国的坦斯利(A·G·Tansley)的《实用植物生态学》,美国克莱门兹(F·E·Clements, 1916)的《植物的演替》,前苏联苏卡乔夫(B·H·Cykazeb, 1908)的《植物群落学》与《生物地理群落学与植物群落学》(1945)等。

与此同时,数学也开始进入了生态学领域,Volterra 和 Lotka 分别于 1924 年和 1926 年发表了最初的也是最著名的捕食与被捕食的微分方程,即 Lotka—Volterra 方程:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N - \epsilon \theta PN \quad (\text{被捕食者方程})$$

$$\frac{dN}{dt} = r_2 N + \theta NP \quad (\text{捕食者方程})$$

他们在研究单种群的逻辑斯谛(Logistic)型增长、多种群间的相互作用、自然选择等许多理论生态学问题上都有卓越的建树。

由于各地自然条件、植物区系、植被性质及开发利用程度的差异,使植物生态学在研究方向和研究重点上各地有所不同,因此,在学科分化的同时,出现了多个研究重点不同的学派。在植物生态学方面,英美学派的主要成就是关于群落的动态演替和演替顶级的学说,该学说侧重于动态生态研究,其主要代表人物为克莱门兹和坦斯利。法、瑞学派的主要贡献是对植物群落结构的研究,即侧重于静态生态研究。他们把植物群落生态学称为“植物社会学”,并用特征种和区别种划分群落类型,建立了严密的植被等级分类系统,常被称为植物区系学派,代表人物为 J·Braun-Blanquet。北欧学派主要是继承和发展了瓦尔明在植物地理学方面的



工作,以注重群落分析为特点。主要代表人物有 R·Sernauder 和 G·E·DuRietz 等。该学派后来和法、瑞学派合并,被称为西欧学派或大陆学派。苏联学派则主要在生物地理群落(近似于生态系统)研究方面卓有成效。以苏卡乔夫为代表,他们注重建群科与优势种,建立了植被等级分类系统,并注重植被生态、植被地理与植被制图工作。他们的工作以植物群落和植被为主,被统称为“地植物学”。

雨后春笋般出现的多彩多姿的生态学著作,显示了生态学作为一门学科的强大生命力,同时也迎来其发展历程中的又一个新阶段,这就是系统生态学阶段。生态学研究以生态系统为对象,标志着现代生态学时期的到来。

1935 年,英国植物学家坦斯利(Tansley)首次提出“生态系统”的概念,他在从事长期的森林草甸、海滨植被的研究之后,总结前人研究的成果,写成《普通植物生态学》一书,第一次把生物与环境的关系看作一个整体,一个系统实体。1936 年,他在《不列颠的植被》一书中又提出了“生态平衡”的概念。生态系统和生态平衡无疑是生态学重要的研究领域。

20 世纪 40 年代,美国学者林德曼(R·L·Lindeman)对池沼中的生物生产者和各级消费者的生物产量进行了定量研究,提出了著名的生态金字塔定律;前苏联科学家提出了生物地理群落等概念。

所有这一切,都表明生态学家在种群、生物群落、食物链、能量流动、物质循环等有关生态系统生态学的基本原理方面取得了实际研究成果和一定的理论进展。在这些基础上,美国的奥德姆兄弟写出了《生态学基础》(Fundamental of Ecology)一书,系统、精辟地论述了生物——环境——人的全部关系,该书于 1952 年出版后引起国际关注,又于 1959 年、1971 年出版第二、三版,奥德姆的卓越贡献使他获得了美国生态学的最高荣誉,1977 年被授予泰勒生态学奖。1983 年《生态学基础》的前半部又改写为《基础生态学》再次出版,在学术界和社会上再次引起反响。

#### (四) 现代生态学时期(20 世纪 50 年代末至现在)

第二次世界大战以后,世界经济迅速恢复和发展,人类生活更加安定,人口迅速增长,进入了新的高峰。五十年代以后,由于科学技术飞速发展,工业生产力迅速提高,人对生物圈生物地化循环的干扰,不断加强,人与环境的矛盾日益突出。污染破坏了生态系统的自我调节能力,于是如何维持生态系统的平衡,怎样评价和改善环境质量成为全世界极为关注的重大研究课题,经济发展、资源利用和环境保护等所构成的矛盾是生态学面临的严峻挑战。全人类面临着人口增长、资源短缺、能源危机、粮食不足、环境污染等五大环境问题的挑战。迫切的社会需求成为推动着生态学迅速发展的强大动力,多学科之间的联系和渗透促使它更多地从中吸收新的理论和方法,从而使生态学更具活力进入了新的发展时期——现代生态学。生态学的原理与方法,更广泛地得到了应用,出现了更多的分支和边缘学科,充分体现了生态学社会属性的本质。生态学的词汇成为人人都知道的词句,国际上出现了空前的跨越国界和学科的联合。1965 年,联合国教科文组织制定了“国际生物学研究计划”(IBP),研究地球生命与环境系统及其基本过程;1970 年,该组织在其第 16 届全体会议上又制定出“人与生物圈”(MAB)这个举世闻名的计划,建立大协作,开展全球性生态系统的研究,当时参加的有 98 个国家和联合国有关的专门机构、学术团体;1972 年 6 月,在瑞典首都斯德哥尔摩举行了有 113 个国家参加的第一次人类环境会议,探讨保护全球环境的战略,发表了《人类环境宣言》,并通过了一个保护环境的“行动计划”,包括 109 项具体建议。会议呼吁“只有一个地球”,宣告为了这一代和将来的世世代代,保护和改善人类环境已经成为摆在人类面前的一个紧迫任务;1975 年,又成立了国际生态系统研究组织;1986 年第四届国际生态学大会;1990 年第五届国际生态学大会;1992 年在巴西里约热内卢召开的有 183 个国家参加的“联合国环境与发展大会”,从生态学角度出发,提出了“可持续发展”的理论……这一切表明,二十世纪 70 年代生态学就已发展成为国际上最活跃的前沿学科之一。80 年代以后,生态学以更迅猛的速度发展,生态学研究已经深入到社会、经济、文化、政治等领域,生态学的影响越来越大。

度得到发展。1987年秋,联合国的第42届大会上,更加明确提出,关系世界和各国经济持续发展的战略与措施,要以生态学的基本原则为依据。于是一些新的观点和方法,如生态管理、生态规划、生态建设等理论,生态技术、生态工程等方法相继提出并应用。

## 二、现代生态学的发展趋势

现代生态学与传统生态学相比较,有以下几个方面的特点:

首先是研究层次上向宏观和微观两极发展,尤其是采用系统的方法对客观世界和人类社会进行综合性的整体研究,研究对象在宏观方向上扩展到生态系统、景观和全球研究,比较典型的代表作由美国景观生态学家R·J·T·Forman(1995)出版的《土地镶嵌体——景观与区域生态学》一书,对令人注目的景观生态学的形成和发展所取得的成就进行了概括和总结;C·H·Southwick在1996年出版了《人类前景中的全球生态学》,对于全球变化、生物多样性、臭氧层空洞等这些由区域涉及到整个生物圈的问题进行了进展性的研究。与此同时,现代生态学在微观研究如分子生态学等方面也取得了重要进展,可见生态学的研究层次已包括了分子、基因、个体、群体直到生物圈与全球。

其次是研究手段上的更新。在传统生态学研究手段“一只生态学工具箱”的基础上,发展到同位素示踪技术、计算机技术、遥感与信息系统技术、生态建模技术等先进技术方法的广泛使用,有力推动了生态学和系统生态学的研究和发展。

第三是研究范围的扩散。现代生态学已经从经典生态学的纯自然现象的研究扩展到自然——经济——社会复合生态系统的研究。研究人类活动下生态过程的变化已成为现代生态学的重要内容。生态学在解决资源、环境、可持续发展等重大问题上具有重要作用,从而受到全社会的普遍重视。因此,德国生态学家H·Lieth等人称生态学为人类生存的科学,E·P·Odum于1997年新出版的《生态学》一书则以“自然与社会的桥梁”为副标题。

可以说,生态学已经发展成为一门研究人类与自然作为一个整体的综合科学,它在人类的实践中产生,伴随着社会的进步而发展,它与人类的命运息息相关,是一门人类的“生存和发展”的科学。

## 三、我国生态学的研究与发展

我国是一个具有5 000年历史的文明古国,我国古代劳动人民在长期的生产和生活实践中积累了丰富的生态学的知识和经验,尤其是在农业生产方面,我国素有“有机农业之父”的美称。可以这样认为,运用原始农业生态学最成功的、历史最长的是我们的祖先。我们祖先创造的许多光辉的生态农业雏形,不论过去、现在和将来都具有重要的科学价值。尤其是近年来,国外不少学者,已经认识到“石油农业”引起的一系列不良后果之后,也把目光转向我国古老的农业遗产,并用现代化的研究手段来探索我国传统农业的奥秘。

我们祖先运用原始的生态学思想,阐述了因时因地采取一系列综合措施来维持生态系统平衡的道理,其中运用的最早最多的生态学原理为三个方面:

其一是因地制宜的原理:早在春秋战国时期的《管子·牧民》篇中就谈到,农业生产要“不夺天时,勿扰地力”,因为“不务天时,则财不生;不务地利,则仓廩不盈”。在《齐民要术》这本伟大农书中的《种谷》篇中明确地提出的“顺天时,量地利,用力少而成功多,任精返道,劳而无获”,以及《知本提纲》(清,杨屾)所述的“参天地,和水火,有余则损,不足则益”等,都是我国原始农业生态学观点的精华。在这些基本思想指导下,我国古代农业采取了因地制宜、因时制宜和合理搭配种群,多层次利用资源的措施。他们的这些思路和做法,可以看成是原始生态学观点的萌芽。

其二是生物多样性原理。古代农业生产力低,抗灾能力差,我们祖先常常采用混作方式,以防止灾害而造成颗粒无收。在《汉书·食货志》里写道:“种谷必杂五种,以备灾害”。方法虽不高明,但确是生物多样性



原理在农业生产上应用的最早范例。清朝杨屾在他的《修齐直指》一书中还记录着,采取间作套种的方式,二年收获十三“料”的典型。

其三是食物链原理。研究运用食物链原理为农业生产服务,在我国已有很长的历史。人们对它的认识也比较深刻。我国民谚中“大鱼吃小鱼,小鱼吃虾米,虾米吃滋泥(即水中微生物)”就是一条完整的捕食性食物链。唐朝末年(889~904)刘珣编的《岭表录异》中有两条食物链的记载:一是两广与云、贵一带人们已经知道养枭(猫头鹰)捉害鼠,认为比养猫好;二是新陇等州在荒地新开垦为水田后先养草鱼,既能消灭杂草又养肥鱼。明朝霍韬(1487~1540)在《渭崖文集·五山志林的辨物》篇中也有“顺德产蟛蜞(一种小螃蟹),能食谷芽,惟鸭能啖之,故鸭以广南为盛,以其蟛蜞能养鸭,亦有鸭能啖蟛蜞两相济也。”的叙述。这些记载说明,我们的祖先不仅早就对食物链有所认识,而且在农业实践中加以应用。

综上所述,我们可以自豪地说,中华古国是古农业生态学发祥地之一。

但是到了近代以后,由于众所周知的原因,我国在生态学方面起步晚,学科的建立只是20世纪70年代以后的事。解放前我国只有少数的学者在植物地理、个体生态和群落生态方面作点零星的工作,解放后陆续进行了一些较大规模的生物考察。1972年,我国参加MAB计划的国际协调理事会当选为理事国。1978年以后,正式建立了我国的“人与生物圈”研究委员会,并陆续在长白山温带森林区、内蒙古锡林郭勒草原区、新疆荒漠区和青海高寒草原区建立生态系统研究站,组织多学科人员、采用新方法对森林、草原、荒漠等生态系统的结构、功能、生产力、能量及物质循环开展综合研究。在农业和农田生态学研究方面,广州地理所于1981年对我国珠江流域水域生产结构进行了模拟计算和分析之后,设计了高效、优质的“桑基鱼塘”生产结构系统,受到了国际生态学会的重视和支持。1983年,辛德惠根据黄淮海平原盐渍化低产农田生态系统综合治理综合发展的研究成果编写了《农田生态系统概论》一书。1987年马世骏、李松华主编的《中国的农业生态工程》等许多著作都标志着我国生态学尤其是农业生态学和生态工程学方面的发展。1979年10月,中国生态学会正式成立;1981年,《生态学报》创刊;1982年,《生态学杂志》创刊;1983年《生态学进展》创刊,其前身为《陆地生态译报》;1990年,《应用生态学报》创刊。目前,我国在生态学理论的研究方面,取得了一些令国内外瞩目的成果,在生态学的许多应用学科领域,如农田生态学、农业生态学、植物生态学等,先后出版了多部生态学著作;污染生态学、资源生态学、城市生态学以及生态工程学等,在我国都获得了较快的发展。生态学的基本原理已经成为指导我国国民经济建设、可持续发展的重要科学理论。

纵观生态学的形成和发展历程,实质上也是个体生态学、种群和群落生态学、生态系统生态学、区域和全球生态学的顺序形成和发展的过程,也是组织层次的从低级向高级,范围从小到大,从个体到局部进而到全体综合即更加宏观方面的发展过程,同时也是传统生态学向现代生态学逐渐过渡的过程。现代生态学与传统生态学最根本的区别,就是眼界的变化,Odum在其著作《生态学基础》一书的绪论中,把“生态学的眼界”作为绪论的总标题,这正是他对生态学发展的最重要贡献。眼界的变化,使生态学打破了传统的学科划分及研究方法,抓住了生物与环境的全部关系这一重要宗旨;眼界的变化,也使自然生态与具有强烈社会性的人类生态在系统思想的基础上达到了真正的统一,与社会科学尤其是与经济学结合更加紧密。正确认识人在大自然中的地位和作用,使更多的人“生态觉醒”,不再盲目行事,导致搬起石头砸自己的脚,招致大自然疯狂的报复。适应眼界的变化,现代生态学在研究方法上也不断吸收现代科技的新理论、新方法,如信息论、控制论、耗散结构理论、最优化理论以及电子计算机、遥感与示踪技术等均为生态学提供了有效的宏观研究方法,从而可以运用大量数据对系统的整体行为过程进行模仿、模拟、优化与预测,大大推动了传统生态学向定量化方向的迅速发展。生态学现在已经成为一门关系到宇宙万物生死存亡的学科。全人类都期望着生态学的发展和新的生态学理论的诞生,期望着人类能够更加科学地管理自己未来的生存环境的时代早日到来。

### 第三节 生态学的研究方法

生态学的研究对象既涉及到生物,又包括环境以及生物和环境的关系,所以研究方法可以简单地分为调查、实验和系统分析、数学模型的使用等。

#### 一、野外调查

早期生态学研究者们,在进行了大量的、广泛细致的野外考察和调查的基础上,经过认真的分析研究,为生态学的建立和发展做出了巨大的贡献。可以说早期的生态学完全是建立在野外调查研究基础之上的,因此说,野外调查是生态学研究方法中使用得最早,也是最为普遍的方法。由于生态学涉及内容广泛,所以野外调查的方法也多种多样。如对环境因子——大气、水、土壤等的研究,有关大气的温度、湿度、气压、气流、空气的化学成分等,测定方法及仪器与气象学的相同;而水体的温度和浑浊度、pH值、溶氧度、营养物含量、水流、压力等,测定方法同于海洋学和湖泊学;土壤的结构与理化性质、环境与生物体内的重金属、农药、放射性化合物、有机污染物的含量等,都需要在野外实地观测的基础上,取回样本分析。

对生物的研究,根据组织层次的不同,研究的方法和重点也不相同,如对于种群动态的研究,需要对种群的现时数量、长期数量、出生率、死亡率、扩散迁移、食性、节律、生活史、行为等各种数量进行统计、观察和实验,即要进行野外调查,以真正找到种群的变化规律。又如对群落的外貌、结构、组成成分及演替的研究,常用的有关联分析法、梯度分析和排序、物种多样性研究、生态位宽度及重叠等,这些也离不开野外实地调查、取样。应该指出的是,由于生态学涉及的学科范围广,内容庞杂,还未能形成一套完整的野外调查内容和方法的指导,大多要借用相关学科的技术和方法。如在传统野外调查方法的基础上,遥感技术、GIS 地理信息系统技术、GPS 地球卫星定位系统技术、示踪原子技术等也越来越多地被生态学研究所运用。

#### 二、实验研究

由描述性科学向实验性科学转化,标志着早期生态学向近代生态学的发展。从实验手段上,运用了生理学、生物化学、生物物理的先进技术。一般说来,野外调查能够了解生物生长与环境的一般关系,但在自然状态下生物的生长是多种生态因子的综合作用,很难确定哪些是重要的或决定性的因子。只有在人为控制的实验室条件下,通过对环境条件的控制,变换其中一个或几个因子来观察生物生长的变化,如控制温度、湿度、光照等条件,观察其对某生物种群的出生率、死亡率、迁移以及行为、内分泌的影响等。通过实验可以研究动植物对极端温度、干旱、盐度等环境因子的适应性机制。对于种群和群落水平的研究,已经产生相应的实验种群和实验群落生态学。随着科技水平的提高,近年广泛应用微观世界野外生态研究,模拟整个自然生态系统的生物和非生物条件进行研究。如在海洋生态研究中,用塑料制成漂浮的巨大口袋,从水面一直延伸到海底,口袋围成一个巨大的水柱,研究浮游生物、底栖生物、游泳动物和水质的动态及其联系,也可以研究人的捕捞、污染等活动对整个生态系统结构、功能和生产力的影响。在陆地生态系统的研究中,也有类似的模拟实验室或半野外的微宇宙。许多的人工气候室、环境模拟实验室等广泛地被用于各种生态问题的研究上。在农业生态系统中,通过对人工设计、建造的不同类型的农业生态系统结构的优化和模拟研究,为建立良性循环的生态农业系统提供理论和实践基础,推动了农村经济和农业生产的可持续发展。

#### 三、模拟

1. 系统分析 对于生态系统的研究,现代生态学的研究方法常采用系统分析法。系统是指由相互作用和相互依赖的若干组成部分结合成的具有特定的功能的有机整体。系统的组成可以千差万别,大小也可以



相差悬殊,但都具有一些共同的基本性质,包括系统的组成有层次性、系统由各组成部分的有机联系而形成整体、系统有特定的功能、系统受环境的影响等。按系统的基本性质分析处理问题叫“系统思想”。在生物学界,把生物整体及其环境作为一个大系统来研究,创立了“一般系统论”的学科,它的基本观点是:系统观点、动态观点和等级观点。一般系统论是系统思想的重要发展,后来扩展到其它自然科学和工程技术等多个领域。

以普通系统论为基础,运用科学的分析方法和工具去解决或处理系统的基本问题叫“系统分析”。系统分析的目的是探索出一些可供选择的方案,并从各个必要的角度去对它们评价,将结果提供给决策者进行理想方案的选择。系统分析过程中最重要的步骤是根据目标把实体系统置换成简要的、在实践上或理论上都能处理的模型,通过模型对系统的重要事项和功能特性加以考察。简要来说,系统分析的内容为:①系统内部包括哪些组成部分及其相互作用;②系统外部的边界及系统与环境的输入输出关系;③系统的整体特性及整体功能的表现;④系统的动态即系统随时间的发展变化。一般情况下,系统分析的目标是建立数学模型,对上述分析的内容用数学方法进行定量的表述和运算。所以 Odum 说,系统分析即把某个系统中物理学或生物学的概念,转换成一整套数学关系,并对由此得到的数学系统进行操作的过程。

对生态系统进行系统分析主要应用黑箱理论。所谓黑箱,即不知道或不必知道系统的内部情况,只知其外部表现,只要研究它的输入输出关系,就可以预见它的行为。黑箱理论是一种研究复杂系统的方法,该理论把任何系统都看成一组黑箱,这些黑箱又由更简单的黑箱组成,即由许多大小不同的黑箱组成的层次结构体系,研究一个系统,就是研究它由哪些黑箱组成,这些黑箱之间的相关关系,借以认识整个系统的行为表现。

**2. 模型的运用** 模型是科学研究方法中普遍应用的对复杂事物的一种简单的描述方法,是对现实世界的抽象,通过这种简单化和抽象化的描述,抓住事物最主要的特性和功能,以帮助认识客观世界中最本质的东西,以便预测和指导实践。

常见的模型种类有:①比例尺模型:如图件模型、实物模型;②概念模型:指用语言、文字、图示表达的抽象模型,如框图、流程图等;③数学模型:是定量研究客观系统的主要特征及运动形式所抽象出来的数学方程。生态学研究中,应用最多的是概念模型和数学模型。生态系统中生物与生物、生物与环境之间复杂的组成、能流、物流、信息流和经济流的复杂关系,大多可用简单的框图来表示,而它们之间的数量关系及其他结果与趋势,则可用数学模型来加以描述。

生态模型是对客观存在的生态系统以及运动形态的实体进行的缩小和复制,对实体的特征和变化规律的一种定量的抽象。尤其是计算机模拟模型,在生态学的研究中占有十分重要的地位。它可以用来综合研究对象的某种规律,利用典型的有代表性的数据对大范围的生态系统进行研究;可以作为预测工具,对相互作用,不断变化的生态学过程的发展趋势进行预测;还可以用作管理工具,在预测的基础上,借助模型对系统加以人为的影响,使系统朝人类希望的方向发展。生态学模型的另一重要作用就是提供研究思路,通过生态模型的建立,为进一步研究提供必要的框架。

动态模型一般用一系列的方程式来表达,例如生物的生产量,可以预报 5 至 10 年以后草原产草量的丰欠动态,现在世界上精确的模型可以预测 10 年左右树木的生长量。灾难性模型是用来预测虫、鼠、病等可能暴发的灾害,许多预测的结果往往与实际情况相当吻合。最佳模型主要用于提供最佳方案来维护农村、农业、森林、草原等生态系统的。

生态模型研制时采用以下步骤

第一步:明确建立模型的目的,定义系统的时空界限。



**第二步:**对生态系统进行一般性调查,了解其成分(子系统及组成因素)、结构及其相互关系,列出组分名单,设计出流程方框图。

**第三步:**根据框图对该系统各变量间的数学关系及有关参数进行调查、收集和试验,求出参数,然后模拟列出方程来表达这种关系,数学模型类型的选择及模型的建立。

**第四步:**展开方程,编制计算机计算程序,在给定有关因素的测定数值后,便可驱动计算机去模拟生态系统的动态。

**第五步:**运行和校正。纠正程序编写与参数计算中出现的错误,用本次调查获得的数据和模型输出数据进行比较,判断错误与否,并加以纠正。

**第六步:**把模型放到实际系统中加以检验,模型建立后,需要进行敏感性分析,通过计算机模拟,观察改变自变量数值时系统反应的强弱,确定使系统敏感的参数,如果模拟证明模型真实可靠,就可以用这个模型进行生态系统的观测预报。

事实上,生态系统的成分很多,变量成百上千,建立数学模型的过程极其复杂,但这种研究方法毕竟打破了传统生物学的框框。数学模型将生态系统的综合状态和变化在电子计算机的运算下,用数学方程式定量地反映出来,表明系统各成分之间的关系,使我们比较清楚地了解影响系统生产量的因素,并在指定条件下提出对各种生态系统组织生产的最优方案,所以数学模型是认识生态系统的科学基础。可以说,系统分析、电子计算机的运用等研究手段将有助于揭开自然综合体的奥秘。但是,由于自然界本身是一个不可分割的复杂综合体,时空变化多端,用数学模型来描述难以达到生态系统的工作要求和满足实践的应用。

## 本章复习参考题

### [要求]

通过对绪论的学习,使学生掌握生态学的概念、生态学的基本观点(视角)及生态学的一般研究方法,了解生态学的研究内容和范畴、生态学的发展简史、生态学发展趋势、生态学的分支学科及与其他学科的关系。

### [复习参考题]

#### 1. 解释下列名词:

生态学、生态系统生态学、景观生态学、全球生态学

#### 2. 生态学的基本观点(视角)是什么?

#### 3. 生态学发展简史及发展趋势。

#### 4. 为什么说以生态系统为主要研究对象是现代生态学发展的一个最重要的标志?

#### 5. 我国古代劳动人民在自己的生产实践中运用最早、最多的生态学原理是什么?

#### 6. 试举出五位以上在生态学发展史上做过杰出贡献的中外科学家并说出他们的主要贡献。

#### 7. 生态学研究的基本途径和方法有哪些?

#### 8. 如何理解“生态学是近代国际上最活跃的学科之一”?

