

Q14  
L31a

217

面向 21 世纪 课程 教材  
Textbook Series for 21st Century

# 生态学

李 博 主 编

杨 持 林 鹏 副 主 编



A0920400



高 等 教 育 出 版 社  
HIGHER EDUCATION PRESS

(京)112号

K2  
41-50-4146-1

图书在版编目(CIP)数据

生态学/李博主编;杨持等编. -北京:高等教育出版社, 2000

ISBN 7-04-007976-3

I.生… II.①李… ②杨… III.生态学 IV.Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 64386 号

生态学

李博 主编

---

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

排 版 高等教育出版社照排中心

印 刷 北京外文印刷厂

纸张供应 山东高唐纸业集团总公司

开 本 787×960 1/16

版 次 2000年2月第1版

印 张 27

印 次 2000年2月第1次印刷


字 数 500 000

定 价 28.10 元

---

凡购买高等教育出版社图书,如有缺页、倒页、脱页等  
质量问题,请在所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究



# 前 言

生态学是研究生物与环境相互关系的科学。随着人口的增加和工业、技术的进步,人类正以前所未有的规模和强度影响环境,环境问题的出现,诸如世界上出现的能源耗费、资源枯竭、人口膨胀、粮食短缺、环境退化、生态平衡失调等六大基本问题的解决,都有赖于生态学理论的指导。

本书为面向 21 世纪课程教材,并且是环境科学类专业的核心教材,也适用于相关专业生态学基础课程。其编写的层次以个体、种群、群落、生态系统、景观为顺序,并突出了环境保护、自然资源开发利用、可持续发展为重点的应用生态学部分。全书共分 16 章:第一章绪论,阐述生态学的研究对象、内容、方法以及生态学的最新发展和趋势;第二章生物与环境,介绍生态因子的生态作用及生物的适应;第三章种群及其基本特征、第四章种群生活史、第五章种内与种间关系,均属于种群部分,主要阐述种群数量的时空动态、数量调节、生活史对策、种内与种间关系;第六章生物群落的组成与结构、第七章生物群落的动态、第八章生物群落的分类与排序,均属于群落部分,通过对生物群落生态规律的认识,在控制、利用、改造、创造生物群落,进而实现保护自然环境、提高群落生产力等方面均有重要作用;第九章生态系统的一般特征、第十章生态系统中的能量流动、第十一章生态系统中的物质循环,属于生态系统部分,阐述生态系统结构、功能及生态系统的发展趋势、自我调节机制;第十二章陆地生态系统、第十三章水域生态系统,重点介绍最主要的两个生态系统类型,从中了解我国生态系统类型的丰富多样,以及如何保护生态环境和恢复已经退化的生态系统;第十四章景观生态系统,介绍景观结构、功能、动态以及它们之间的相互依赖、相互作用关系,生境破碎化对生物多样性的影响、自然资源管理与保护、城市与区域规划、自然保护区设计等;第十五章环境保护与可持续发展,阐述了与可持续发展相联系的全球变化、生物多样性保护等人类面临的几个最重要的生态环境问题;第十六章生态风险评估与生态规划,主要介绍如何采取行动或措施去维护和恢复生态环境。本教材既体现了生态学作为环境科学的基础理论,又紧密联系了生态学发展前沿的热点问题。

参与本教材编写工作的有李博院士(第一、二、六、七、十二章);孙儒泳院士(第三、九、十章);杨持教授(第八、十五章);林鹏教授(第十三章);王祥荣教授(第五、十六章第二节);盛连喜教授(第十章第七节);杨允菲教授(第四章);孔繁翔教授(第十一章);鄢建国博士(第十四章);齐晔博士(第十五章第一节);李晓

军博士(第十五章第二节);李燕红博士(第十六章第一节);冯江副教授(第二章);蔡立哲副教授(第十三章第四节);林益明副教授(第十三章第二、三节)。

李博士为本教材的出版花费了很多的心血,他的不幸去世对本教材的完成影响甚大,虽然杨持、林鹏两位副主编为最终的统稿工作也作出了很大努力,以最大的期望值去弥补这一损失,但仍不可能达到十分满意的程度,请读者给以理解。

内蒙古大学张海燕同志为本教材清绘部分插图,在此表示感谢!

高等教育出版社陈文、张月娥、林金安等同志积极推动本教材的编写、出版工作,在此深表感谢!

参与本书编写的人员较多,给统稿工作带来相当难度,加之编者水平有限,错误在所难免,希望使用本教材的教师、学生和环境科学工作者提出宝贵意见。

编 者

一九九九·三

# 第一章 绪 论

本章主要介绍生态学的研究对象、内容、范围、方法以及生态学的最新发展和趋势。使学生了解学习生态学,不仅要掌握生物与环境相互作用的一般原理,更要关注人类活动下生态过程的变化以及对人类生存的影响;在环境科学的发展过程中,生态学一直是一门必不可少的基础学科。

## 第一节 地球上的生命

### 一、什么是生命

地球是一个充满生命的行星,这在所有已知的星球中是极为特殊的。所谓“生命”,恩格斯在《自然辩证法》中指出:“生命是蛋白体的存在方式,这个存在方式的基本因素在于它和周围外部自然界的不断新陈代谢”。随着生命科学的进展,逐步认识到生命是高度组织化的物质结构,其分子基础是具有自我复制和具负载遗传信息功能的核酸等生物大分子,其通过生物膜实现内部及内外的分隔,形成形形色色的细胞、组织与生物体,并藉助外界能量的输入,通过一系列相互关联的生物化学过程而实现内外物质交换和自身的复制。

### 二、生命的起源

生命的起源是一个神秘而古老的问题,经过无数科学家多年的探索,尤其是近几十年来通过地球早期环境和早期生命以及地球以外的化学进化等研究,对生命起源取得了一些共识,认为地球生命起源于地球上的化学进化过程。

地球约形成于 46 亿年前,(38~40)亿年前形成了地球的外壳。当时,地球表面为还原性大气,主要由水蒸气、 $H_2S$ 、 $N_2$ 、 $CH_4$ 、 $NH_3$  及  $H_2$  等组成,缺少  $O_2$ ,大气层较薄,没有臭氧层。因此,那时紫外线很强烈,昼夜之间以及季节之间的温差很大。这些条件对今天的生物来讲非常有害,但却正是原始生命得以形成的环境。1953 年,S. L. Miller 在实验室中让混有氨、甲烷和氢的水流经一个电弧(模拟太阳紫外辐射),一星期后得到了甘氨酸、丙氨酸等氨基酸,不少人重复试验得到了类似结果。由此推论,在还原性大气形成的各种有机物随着时间的推移越聚越多,有的会形成较为复杂的化合物,最后形成蛋白质和能够自我复制的核酸分子,这就是生命的开始,这一过程大约发生在 35 亿年以前。这时,原始

生命形态只能依靠分解复杂化合物时所释放的能量来维持生存,而太阳的紫外辐射又把简单物质再次变为复杂化合物。因此,最初的生命是靠化学反应得到发生和发展,故称为化学进化阶段。

从具有生命活性的大分子到细胞,是生命进化中的关键一步,细胞生命一旦出现,就从化学进化过渡到生物学进化,进化过程就由变异、遗传、选择等因素所驱动。从生命大分子到细胞的进化过程,是生命起源研究的难点,尽管已出现一些假说,但具体过程还不十分清楚。应指出的是,从南非前寒武纪中期斯瓦茨兰系岩石中获得的丝状与球形微生物化石证明,约在 30 亿年之前就已形成光合自养生物(Awramik, 1983, 1991)。这种光合自养生物以蓝绿藻(*Cyanophyta*)为主,它们在原始海洋里逐渐繁殖、蔓延,消耗  $\text{CO}_2$ , 产生分子氧,这一过程几乎进行了 28 亿年。当氧化大气出现,臭氧层形成,紫外线被截断,生命再也不能单纯依靠化学演化发展,因为这时原始生命发生的能量(紫外线)已感不足,已经得到进化的生物很快会把自然发生的有机分子消耗掉。因此,已不再存在通过化学演化从无生命物质变为有生命物质的条件。氧化大气的形成为绿色植物的登陆创造了条件;高空臭氧层的出现,使陆生生物的生命有了保障。大约在 4 亿年前,绿色植物登陆成功,此后,陆地上出现了一片繁荣景象。

### 三、生物的多样性

地球上生物的极端多样性常使人惊奇。经过无数生物学家多年的努力,证明这种多样性是生物进化的产物。自从光合自养生物诞生以来,经过 30 多亿年的漫长进化过程,目前地球上至少有 1 000 万种生物。形形色色的生物,组成了地球上最大的功能单元—生物圈。

### 四、生物圈

地球上存在生命的部分称做生物圈(biosphere),由大气圈的下层(对流层),水圈和岩石圈的上层(风化壳)组成。生物圈的范围在地表以上可达 23 km 的高空,而在地表以下可延伸到 12 km 的深度。但是有机体能够定居的区域比这一范围要窄得多。生物圈一词是奥地利地质学家 E. Suess 于 1875 年提出的,当时并未引起人们的注意。50 年之后,苏联地质学家 V. I. Vernadsky 于 1926 年发表了著名的“生物圈”讲演,这一概念才引起广泛注意。他指出生物圈是地壳的一部分,是由生命控制的一个完整的动态系统。大气圈中保证生物呼吸的氧气和稳定的  $\text{CO}_2$  含量,以及保护地表生命的臭氧层,都是生物长期作用的结果。岩石圈表层土壤的存在以及保证生物生长的化学元素组成,都要归功于 30 多亿年之久的生物与地球环境的相互作用。据 A. G. Fischer(1984)粗略估计,地球上活生物的个体数达  $5 \times 10^{22}$  个,略去 98% 的微生物不计,自 7 亿年前后大型动

植物有化石记录以来累计总质量达  $6.7 \times 10^{30}$  g, 是地球总质量 ( $5.9763 \times 10^{27}$ ) 的 1 000 倍(张昫, 1998); 生物转移的物质总质量要比其自身的质量大许多倍, 生物圈全部活物质更新周期平均为 8 a(海洋生物平均周时期仅为 33 d); 海洋中的水平均每半年就通过浮游生物过滤一次(Krumbein Schellnhuber, 1990)。可见, 地球表层几乎没有未经生物作用过的物质。因此, 可以认为适于生物生存的地球环境是生物与地球协同进化的结果, 而这种环境又靠生物来维持与调控, 足见生物与环境是相互依存的。

## 第二节 生态学的形成及发展

### 一、生态学的定义及研究对象

#### (一) 生态学的定义

生态学(ecology)一词源于希腊文 oikos, 其意为“住所”或“栖息地”。从字意上讲, 生态学是关于居住环境的科学。此外, 生态学与经济学(economics)为同一词源, 在词义上具共同点, 所以有人把生态学叫做自然经济学, 美国 R. E. Richlefs 写过一本《自然经济》(The Economy of Nature, 1976), 副标题是基础生态学教本。俄国的 K. A. Тимирязев, 也曾把 ecology 译成俄文的 Хозяйство(经济学)。在我国, 李顺卿先生(1935)曾建议把 ecology 译成环象学。日本东京帝国大学三好学(1895)把 ecology 译为生态学, 后经武汉大学张挺教授介绍到我国。

生态学作为一个学科名词, 是德国博物学家 E. Haeckel 于 1866 年在其所著《普通生物形态学》(Generelle Morphologie der Organismen)一书中首先提出来的, 他认为生态学是研究生物在其生活过程中与环境的关系, 尤指动物有机体与其他动、植物之间的互惠或敌对关系。此后, 由于研究背景和研究对象的不同, 不同学者对生态学提出了不同的定义。

20 世纪 50 年代之后, 生态学已打破动植物的界线, 进入生态系统时期, 并超出生物学的领域, 其研究范围越来越广泛。在一些新的生态学著作中, 对生态学采用了新的定义。美国生态学家 E. P. Odum (1956)认为“生态学是研究生态系统的结构和功能的科学”, 在其后来的《生态学》(1997)一书中提出, 生态学是“综合研究有机体、物理环境与人类社会的科学”, 并以“科学与社会的桥梁”作为该书的副标题, 以强调人类在生态学过程中的作用。中国生态学会创始人马世骏(1980)认为生态学是“研究生命系统与环境系统之间相互作用规律及其机理的科学”。

综上所述, 生态学的定义颇多, 我们认为 E. Haeckel 的定义是适宜的, 即

“生态学是研究生物及环境间相互关系的科学”。这里,生物包括动物、植物、微生物及人类本身,即不同的生物系统,而环境则指生物生活中的无机因素。生物因素和人类社会共同构成环境系统。

## (二) 生态学的研究对象

由于生物是呈等级组织存在的,由生物大分子-基因-细胞-个体-种群-群落-生态系统-景观直到生物圈。过去生态学主要研究个体以上的层次,被认为是宏观生物学,但近年来除继续向宏观方向发展外,同时还向个体以下的层次渗透,20世纪90年代初期出现了“分子生态学”,并由 Harry Smith 于 1992 年创办了《Molecular Ecology》杂志。可见,从分子到生物圈都是生态学的研究对象。生态学涉及的环境也非常复杂,从无机环境(岩石圈、大气圈、水圈)、生物环境(植物、动物、微生物)到人与人类社会,以及由人类活动所导致的环境问题,因此,生态学的研究范围异常广泛。

由于生态学研究对象的复杂性,它已发展成一个庞大的学科体系。根据其研究对象的组织水平、类群、生境以及研究性质等可将其划分如下:

### 1. 根据研究对象的组织水平划分

上面谈到生物的组织层次从分子到生物圈,与此相应,生态学也分化出分子生态学(Molecular Ecology)、进化生态学(Evolutionary Ecology)、个体生态学(Autecology)或生理生态学(Physiological Ecology)、种群生态学(Population Ecology)、群落生态学(Community Ecology, Synecology)、生态系统生态学(Ecosystem Ecology)、景观生态学(Landscape Ecology)与全球生态学(Global Ecology)。

### 2. 根据研究对象的分类学类群划分

生态学起源于生物学,生物的一些特定类群(如,植物、动物、微生物)以及上述各大类群中的一些小类群(如,陆生植物、水生植物、哺乳动物、啮齿动物、鸟类、昆虫、藻类、真菌、细菌等),甚至每一个物种都可从生态学角度进行研究。因此,可分出植物生态学、动物生态学、微生物生态学、陆地植物生态学、哺乳动物生态学、昆虫生态学、地衣生态学,以及各个主要物种的生态学。

### 3. 根据研究对象的生境类别划分

根据研究对象的生境类别划分有陆地生态学(Terrestrial Ecology)、海洋生态学(Marine Ecology)、淡水生态学(Freshwater Ecology)、岛屿生态学(Island Ecology 或 Island Biogeography)等。

### 4. 根据研究性质划分

根据研究性质划分有理论生态学与应用生态学。理论生态学涉及生态学进程、生态关系的数学推理及生态学建模;应用生态学则是将生态学原理应用于有关部门。例如,应用于各类农业资源的管理,产生了农业生态学、森林生态学、草地生态学、家畜生态学、自然资源生态学等;应用于城市建设则形成了城市生态



学(Urban Ecology);应用于环境保护与受损资源的恢复则形成了保育生物学、恢复生态学(Restoration Ecology)、生态工程学(Engineering Ecology);应用于人类社会,则产生了人类生态学(Human Ecology)、生态伦理学(Ecological Ethics)等。

此外,还有学科间相互渗透而产生的边缘学科。例如,数量生态学、化学生态学、物理生态学、经济生态学等。

## 二、生态学的形成与发展

生态学的形成和发展经历了一个漫长的历史过程,而且是多元起源的。概括地讲,大致可分出4个时期:生态学的萌芽时期;生态学的建立时期;生态学的巩固时期;现代生态学时期。

### (一) 生态学的萌芽时期(公元16世纪以前)

在人类文明的早期,为了生存,人类不得不对其赖以饱腹的动植物的生活习性以及周围世界的各种自然现象进行观察。因此,从远古时代起,人们实际上就已在从事生态学工作。在一些中外古籍中,已有不少有关生态学知识的记载。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态环境。公元前200年《管子》“地员篇”专门论及水土和植物,记述了植物沿水分梯度的带状分布以及土地的合理利用。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。这一时期还出现了记述鸟类生态的《禽经》,记述了不少动物行为。在欧洲,Aristotle(384—322, B. C.)按栖息地把动物分为陆栖、水栖等大类,还按食性分为肉食、草食、杂食及特殊食性4类。Aristotle的学生、古希腊著名学者Theophrastus(370—285, B. C.)在其著作中曾经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。但上述古籍中没有生态学这一名词,那时也不可能使生态学发展成为独立的科学。

### (二) 生态学的建立时期(公元17世纪至19世纪末)

进入17世纪之后,随着人类社会经济的发展,生态学作为一门科学开始成长。例如,著名化学家R. Boyle在1670年发表的低气压对动物效应的试验,标志着动物生理生态学的开端;1735年法国昆虫学家Reaumur发现,就一物种而言,发育期间的气温总和对任一物候期都是一个常数,被认为是研究积温与昆虫发育生理的先驱;1855年Al. de Candolle将积温引入植物生态学,为现代积温理论打下了基础;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A. Humboldt发扬了老师的思想,于1807年用法文出版《植物地理学知识》一书,提出“植物群落”、“外貌”等概念,并指出“等温线”对植物分布的意义;1798年T. Malthus《人

口论》的发表,促进了达尔文“生存斗争”及“物种形成”理论的形成,并促进了“人口统计学”及“种群生态学”的发展。

进入19世纪之后,生态学得到很快发展并日趋成熟。1859年达尔文的《物种起源》问世,促进了生物与环境关系的研究,使不少生物学家开展了环境诱导生态变异的实验生态学工作。1866年Haeckel提出ecology一词,并首次提出了生态学定义。丹麦植物学家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年经作者本人改写,用英文出版,改名《植物生态学》(ecology of plants)。1898年波恩大学教授A. F. W. Schimper出版《以生理为基础的植物地理学》,这两本书全面总结了19世纪末叶之前生态学的研究成就,被公认为生态学的经典著作,标志着生态学作为一门生物学的分支科学的诞生。

### (三) 生态学的巩固时期(20世纪初至20世纪50年代)

20世纪初动植物生态学并行发展,出版了不少生态学著作与教科书。

在动物生态学方面,关于生理生态学、动物行为学和动物群落学等研究有了较大的进度。在此期间出版的有关著作有Jennings(1906)发表《无脊椎动物的行为》;美国生态学家V. E. Shelford(1913)的《温带美洲的动物群落》等。在植物生态学方面,继Warming-Schimper之后,在生理生态与群落生态方面出现了大量著作。例如,G. Klebs(1903)发表的《随人意的植物发育的改变》;美国H. C. Cowles(1910)发表的《生态学》;F. E. Clements(1907)发表的《生态学及生理学》;B. H. Сукачев(1908)发表的《Брянск森林群系及它们的相互关系》;美国F. E. Clements(1904)发表的《植被的结构与发展》;英国A. G. Tansley(1911)发表的《英国的植被类型》等。

20世纪20年代到50年代,生态学得到进一步巩固与发展。在动物生态学方面,开始了种群研究,并将统计学引入生态学例如,英国生态学家A. J. Lotka(1925)提出了有关种群增长的数学模型。出版的动物生态学教本与专著有:美国生态学家R. N. Chapman(1931)的《动物生态学》;C. Elton(1927)的《动物生态学》;V. E. Shelford(1929)的《实验室及野外生态学》;中国费鸿年(1937)的《动物生态学纲要》;苏联Кашкаров(1945)的《动物生态学基础》等。1949年,W. C. Allee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重要发展,出版的专著有:瑞典Du Rietz(1921)的《近代植物社会学方法论基础》;法国Braun-Blanquet(1928)的《植物社会学》;英国A. G. Tansley(1923)的《实用植物生态学》;美国F. E. Clements(1916)的《植物的演替》及F. E. Clements与J. E. Weaver(1929)合著的《植物生态学》;苏联B. H. Сукачев的《植物群落学》(1908)与《生物地理群落学与植物群落学》(1945)等。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法、研究重点上各地有所不同,在这一时期形成了几个著名的生态学派,主要有:

(1) 北欧学派(Uppsala 学派):由瑞典 Uppsala 大学的 R. Sernander 所创建,继承人为 G. E. Du Rietz。以注重群落分析为特点。

(2) 法瑞学派:有两个中心,一在瑞士 Zurich 大学,一在法国 Montpellier 大学,所以又称为苏黎士-蒙伯利埃学派,他们联合创建了“国际高山和地中海地植物研究站”和“Rübel 地植物研究所”。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。1935 年后,北欧学派与本学派合流,被称为西欧学派或大陆学派。

(3) 英美学派:代表人物是美国的 F. E. Clements 与英国的 A. G. Tansley,以研究植物群落的演替和创建顶极学说而著名,有人称之为动态学派。

(4) 苏联学派:以 B. H. Сукачев 为代表,他们注重建群种与优势种,建立了一个植被等级分类系统,并重视植被生态、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,统称为“地植物学”。

此外,这一时期英、美等国还相继成立了生态学会,英国生态学会于 1913 年创建,美国生态学会于 1916 年创建;创办的一些生态学刊物有《Journal of Ecology》(1913)、《Ecology》(1920)、《Ecological Monographs》(1931)及《Journal of Animal Ecology》(1932)。

20 世纪 50~60 年代,是传统生态学向现代生态学过渡时期,并出现了一些新的中心。如德国的 H. Ellenberg 对生态幅度与生理幅度以及生态种组的研究;Würzburg 大学 O. L. Lange 植物生理生态研究;英国北威尔士大学 J. L. Harper 对植物种群的研究;法国 Toulouse 植被制图中心(以 H. Gaussen 为代表);美国康乃尔大学植被分析研究(R. H. Whittaker 为代表)等。

#### (四) 现代生态学时期(20 世纪 60 年代至现在)

20 世纪 60 年代以来,由于工业的高度发展和人口的大量增长,带来了许多全球性的问题(例如,人口问题、环境问题、资源问题和能源问题等),涉及到人类的生死存亡。人类居住环境的污染、自然资源的破坏与枯竭以及加速的城市化和资源开发规模的不断增长,迅速改变着人类自身的生存环境,造成对人类未来生活的威胁。上述问题的控制和解决,都要以生态学原理为基础,因而引起社会上对生态学的兴趣与关心。现在不少国家都提倡全民的生态意识,研究领域也日益扩大,不再限于生物学,而且渗透到地学、经济学以及农、林、牧、渔、医药卫生、环境保护、城乡建设等各个部门,从而使生态学成为举世瞩目的科学。

现代生态学较传统生态学在研究层次、研究手段和研究范围有所不同,具体阐述如下:

### 1. 研究层次上向宏观与微观两极发展

经典生态学以动植物种(个体)、种群、群落为主要研究对象,学科上主要发展了生理生态学、动物行为学、种群生态学与群落生态学。现代生态学的研究对象已在宏观方向上扩展到生态系统、景观与全球研究。在生态系统水平上,对各生物类群的生产力、能量流动与物质循环研究取得丰硕成果,已出版若干专著。景观生态学的形成与发展更加令人注目,美国景观生态学家 R. J. T. Forman (1995) 出版了《土地镶嵌体 - 景观与区域生态学》一书,对该方面的成就做了概括。对于全球变化、生物多样性、臭氧层空洞等研究也有较大进展,从区域扩展到整个生物圈,1996 年 C. H. Southwick 出版了《人类前景中的全球生态学》。现代生态学在向宏观方向发展的同时,在微观方向上也取得了不少进展,近年来还出现了分子生态学等新的分支学科。可见,生态学的研究层次已囊括了分子、基因、个体直到整个生物圈与全球。

### 2. 研究手段的更新

科学的发展与方法和技术有关,在传统生态学的研究中,生态学着重研究对象的描述,所用的方法、仪器都很简单,20 世纪 40 年代 R. Bracher (1934) 在《生态学野外研究》一书中介绍了“一只生态学工具箱”,小小的工具箱中的设备就是当时生态学计量的所有全部仪器。在现代生态学研究已广泛使用野外自计电子仪器(测定光合、呼吸、蒸腾、水分状况、叶面积、生物量及微环境等);同位素示踪(测定物质转移与物质循环等);稳定性同位素(用于生物进化、物质循环、全球变化等);遥感与地理信息系统(用于时空现象的定量、定位与监测);生态建模(从生态生理过程、斑块、种群、生态系统、景观到全球)等技术,支持了现代生态学的发展。特别值得提出的是,在生态系统整体研究中,由于系统结构与功能的复杂性,一般研究方法(如直观描述、调查分析、数理统计、单项实验等)已不能满足需要,人们发现系统理论与系统分析是研究生态系统的有效工具,于是产生了系统生态学。最初,因生态系统中各变量之间的关系往往是非线性的,给分析求解带来很大的困难,影响了系统生态学的发展。近 20 年来,电子计算机的迅速发展与应用,解决了上述困难,从而促进了生态系统建模与系统生态学的发展。

### 3. 研究范围的扩展

经典生态学以研究自然现象为主,很少涉及人类社会。现代生态学则结合人类活动对生态过程的影响,从纯自然现象研究扩展到自然 - 经济 - 社会复合系统的研究。过去,许多国家只注意经济的发展而忽视了自然界的一些基本规律,结果引起资源破坏、环境恶化等后果。这就需要用生态学观点去分析经济建设活动对环境的影响。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,从而受到社会的普遍重视。许多国家和地区的决策者,在对任何大型建设项目审批时,如缺少生态环境论证则不予批准。因此,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。为此,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 新出版的《生态学》(1997)一书以“自然与社会的桥梁”为副标题。

从上面的叙述中不难看出,随着科学的发展,与人类生存密切相关的许多环境问题都成为生态学学科发展中的热点问题,生态学越来越融合于环境科学之中。

### 思考题

1. 如何理解生物与地球环境的协同进化?
2. 试述生态学的定义、研究对象与范围。
3. 现代生态学的发展趋势及特点是什么?

### 推荐阅读文献

- [1] 张昉. 生物进化. 北京:北京大学出版社,1997
- [2] 李继侗. 植物地理学、植物生态学与地植物学的发展. 北京:科学出版社,1959
- [3] 马世骏主编. 中国生态学发展战略研究. 北京:中国经济出版社,1991
- [4] Stilling P D. Introductory Ecology. Prentice - Hall Inc,1992;15~88
- [5] Odum E P. Ecology——A Bridge Between Science and Society. Sunderland, Mass,1997
- [6] Vogt K A , *et al.* Ecosystems. New York:Springer - Verlag,1997

## 第二章 生物与环境

本章主要阐述生物的环境、环境因子与生态因子的区别、因子的生态作用及生物的适应性。使学生了解生物不能脱离其生存环境而存活,需要对异质性的环境不断地去适应;反之,环境需要生物来维持与调控,生物与环境是相互依存、协同进化的。

### 第一节 生物种的概念

一般情况下,生物以个体的形式存在,如一头牛、一只鸟、一棵树等,自然界的生物个体几乎是无穷的。有些生物个体之间很相似,而有些个体之间则性状迥异,为了便于识别,分类学家常把自然界中同形的生物个体归为一种。但对于什么是物种,却存在着不同的认识。早在17世纪, Ray 在其《植物史》一书中把种定义为“形态相似的个体之集合”,并认为种具有通过繁殖而永远延续的特点。1753年,瑞典植物学家 C. Linna 出版了《植物种志》,继承了 J. Ray 的观点,认为种是形态相似的个体的集合,并指出同种个体可自由交配,能产生可育的后代,而不同种之间的杂交则不育,并创立了种的双命名法。

由于大多数物种在形态上易于识别和区分,后来的多数分类学家主要以形态特征作为识别和区分物种的依据。近年来有人试图把种的特征数量化,提出数量分类方法,即根据表型相似性或表型距离进行聚类分析,并得出一系列不同等级的聚类群。但把种划在哪个等级上只能人为决定,不同人可以有不同的归类标准,模糊了物种存在的客观性。表型分类法只强调形态的相似性。美国现代生物学家 E. Mayr (1963) 从种群遗传学的角度把种定义为“能实际地或潜在地彼此杂交的种群的集合构成一个种”,而“种群是某一地区具有实地或潜在杂交能力的个体的集群”。但有人提出,以可杂交性对种进行分类在理论上是十分重要的,但应用于野外操作的可行性较差,因为在野外识别其可杂交性有很大困难。此外,生物间的杂交能力很少达 100%。如果 A 和 B 两个种群杂交能力达 55%,那么两个种群算不算一个种?由此可见,这种划分也有一定的局限性。总之,不同分类学家之间对物种的划分标准是不同的。不管用什么方法所确定的物种,总是部分是客观的,部分是人为的。尽管如此,物种还是客观存在的实体,不同物种之间存在明显的形态上的不连续性 & 不同形式的生殖隔离。物种是由内在因素(生殖、遗传、生理、生态、行为)联系起来的个体的集合,是自然界中的

一个基本进化单位和功能单位。

在生物界的漫长历史中,种的分化是生物对环境异质性的适应结果,一个种能代代相传,保存种性,取决于遗传物质或生化控制机构,没有这种控制机构,种就不会存在。但种又是适应环境的产物,它不能脱离其生存环境,由于环境的变动和一个种的分布区内环境的异质性,常常会引起物种性状的变化。

种的性状可分两类:基因型与表型。前者是种的遗传本质,即生物性状表现所必须具备的内在因素;后者为与环境结合后实际表现出的可见性状。一个物种的性状随环境条件而改变的程度称做该种的可塑性。植株的高低、叶子的大小、分支的多少等,属于非遗传性变异。另一类变异来自基因型的改变,主要是通过“突变”与基因的重组实现,这类变异是可以遗传的。如果变异幅度朝一个方向继续变化,则导致种的分化。

可见,一个种内的所有个体,并非是完全同质的。而是存在着各种各样的变异。

## 第二节 环境的概念及其类型

### 一、环境的概念

环境(environment)是指某一特定生物体或生物群体以外的空间,以及直接或间接影响该生物体或生物群体生存的一切事物的总和。环境总是针对某一特定主体或中心而言的,是一个相对的概念,离开了这个主体或中心也就无所谓环境,因此环境只具有相对的意义。在生物科学中,环境是指生物的栖息地,以及直接或间接影响生物生存和发展的各种因素。在环境科学中,人类是主体,环境是指围绕着人群的空间以及其中可以直接或间接影响人类生活和发展的各种因素的总体。

环境有大小之别,大到整个宇宙,小至基本粒子。例如,对太阳系中的地球而言,整个太阳系就是地球生存和运动的环境;对栖息于地球表面的动植物而言,整个地球表面就是它们生存和发展的环境;对某个具体生物群落来讲,环境是指所在地段上影响该群落发生发展的全部无机因素(光、热、水、土壤、大气、地形等)和有机因素(动物、植物、微生物及人类)的总和。总之,环境这个概念既是具体的,又是相对的。讨论环境时,要包含着特定的主体,离开了主体的环境是没有内容的,同时也是毫无意义的。主体的不同或不明确,往往是造成对环境分类及环境因素分类不同的一个重要原因。

## 二、环境的类型

环境是一个非常复杂的体系,至今尚未形成统一的分类系统。一般可按环境的主体、环境性质、环境的范围等进行分类。

按环境的主体分,目前有两种体系,一种是以人为主体,其他生命物质和非生命物质都被视为环境要素。这类环境称为人类环境。在环境科学中,多数学者都采用这种分类方法。另一种是以生物为主体,生物体以外的所有自然条件称为环境,这是一般生态学书刊上所采用的分类方法。

按环境的性质可将环境分成自然环境、半自然环境(被人类破坏后的自然环境)和社会环境3类。

按环境的范围大小可将环境分为宇宙环境(或称星际环境)、地球环境、区域环境、微环境和内环境。

宇宙环境(space environment)指大气层以外的宇宙空间。是人类活动进入大气层以外的空间和地球邻近天体的过程中提出的新概念,也有人称之为空间环境。宇宙环境由广阔的空间和存在其中的各种天体及弥漫物质组成,它对地球环境产生了深刻的影响。太阳辐射是地球的主要光源和热源,为地球生物有机体带来了生机,推动了生物圈这个庞大生态系统的正常运转。因而,它是地球上一切能量的源泉。太阳辐射能的变化影响着地球环境。例如,太阳黑子出现的数量同地球上的降雨量有明显的相关关系。月球和太阳对地球的引力作用产生潮汐现象,并可引起风暴、海啸等自然灾害。

地球环境(global environment)指大气圈中的对流层、水圈、土壤圈、岩石圈和生物圈,又称为全球环境,也有人称为地理环境(geoenvironment)。地球环境与人类及生物的关系尤为密切。其中生物圈中的生物把地球上各个圈层的关系密切地联系在一起,并推动各种物质循环和能量转换。

区域环境(regional environment)指占有某一特定地域空间的自然环境,它是由地球表面不同地区的5个自然圈层相互配合而形成的。不同地区,形成各不相同的区域环境特点,分布着不同的生物群落。

微环境(micro-environment)指区域环境中,由于某一个(或几个)圈层的细微变化而产生的环境差异所形成的小环境。例如,生物群落的镶嵌性就是微环境作用的结果。

内环境(inner environment)指生物体内组织或细胞间的环境。对生物体的生长和繁育具有直接的影响。例如,叶片内部,直接和叶肉细胞接触的气腔、气室、通气系统,都是形成内环境的场所。内环境对植物有直接的影响,且不能为外环境所代替。



### 三、环境因子分类

环境因子具有综合性和可调剂性,它包括生物有机体以外所有的环境要素。

美国生态学家 R.F.Daubenmire(1947)将环境因子分为 3 大类:气候类、土壤类和生物类;7 个并列的项目:土壤、水分、温度、光照、大气、火和生物因子。这是以环境因子特点为标准进行分类的代表。

Dajoz(1972)依据生物有机体对环境的反应和适应性进行分类,将环境因子分为第一性周期因子、次生性周期因子及非周期性因子。

Gill(1975)将非生物的环境因子分为 3 个层次。第一层,植物生长所必需的环境因子(例如,温、光、水等);第二层,不以植被是否存在而发生的对植物有影响的环境因子(例如,风暴、火山爆发、洪涝等);第三层,存在与发生受植被影响,反过来又直接或间接影响植被的环境因子(例如,放牧、火烧等)。

## 第三节 生态因子作用分析

### 一、生态因子的概念

生态因子(ecological factors)是指环境中对生物生长、发育、生殖、行为和分布有直接或间接影响的环境要素。例如,温度、湿度、食物、氧气、二氧化碳和其他相关生物等。生态因子中生物生存所不可缺少的环境条件,有时又称为生物的生存条件。所有生态因子构成生物的生态环境(ecological environment)。具体的生物个体和群体生活地段上的生态环境称为生境(habitat),其中包括生物本身对环境的影响。生态因子和环境因子是两个既有联系,又有区别的概念。

### 二、生态因子作用的一般特征

#### (一) 综合作用

环境中各种生态因子不是孤立存在的,而是彼此联系、互相促进、互相制约,任何一个单因子的变化,都必将引起其他因子不同程度的变化及其反作用。生态因子所发生的作用虽然有直接和间接作用、主要和次要作用、重要和不重要作用之分,但它们在一定条件下又可以互相转化。这是由于生物对某一个极限因子的耐受限度,会因其他因子的改变而改变,所以生态因子对生物的作用不是单一的,而是综合的。

#### (二) 主导因子作用

在诸多环境因子中,有一个对生物起决定性作用的生态因子,称为主导因子。主导因子发生变化会引起其他因子也发生变化。例如,光合作用时,光强是