

高等学校教学用书

动物生态学原理

孙儒泳 编著

北京师范大学出版社

内 容 提 要

本书广泛地介绍了各种环境因素与动物的相互关系之基本原理。全书共四篇十三章，从个体、种群、群落和生态系统等不同水平上，对近代动物生态学基本原理进行探讨。本书还叙述了资源管理、有害动物防治和人口控制三个应用生态学问题，最后以系统生态学简介结束。

本书是作者通过20余年的教学实践，钻研和比较了国外许多生态学教材，并结合我国动物生态学 research 的主要成就而编写的一部教材。全书取材广泛，内容新颖。除作为高等学校生物系教材外，还可供生态学研究人员、大专院校有关专业教师、农业、渔业、野生动物管理、环境保护、人口统计和卫生保健等方面工作人员参考。

高等学校教学用书

动物生态学原理

孙儒泳 编著

北京师范大学出版社出版

新华书店北京发行所发行

天津宝坻黎明印刷厂印刷

开本：787×1092 1/16 印张：35.875 字数：901千

1987年7月第1版 1987年7月第1次印刷

印数：1—3200

统一书号：13243·140 定价：5.70元

前 言

动物生态学是生态学中的一个基本分支学科，它于本世纪20至40年代才逐渐发展成为一门独立的、成熟的科学。美国的阿利（Allee）等编著的《动物生态学原理》（Principles of Animal Ecology, 1949），内容丰富、层次分明，它的问世标志着这门学科的成熟。50年代以后，生态学发展迅速，奥德姆（Odum）所著的连续出了三版的《生态学基础》（Fundamentals of Ecology, 1953, 1959, 1971），无论从内容还是体系上，都对这门学科产生了重大影响。70年代以后，由于环境、资源、人口等重大社会问题的出现，大大地促进了生态学的发展；由于新系统论、近代计算技术和微量物质分析方法的渗透和应用更使生态学的内容和方法为之一新。与40到60年代的生态学教材相比较，70年代后期和80年代的教材的特点非常明显。如克雷布斯的《生态学：分布与密度的实验分析》（Ecology: An experimental analysis of distribution and abundance, 1972, 1978, 1985）史密斯的《生态学与野外生物学》（Ecology and Field Biology, 1974, 1980）、莱默特的《生态学》（Ecology, 1980）等，都具有精确的数量化和与若干重大社会问题相结合的特点。

我国最早的生态学教材是费鸿年编著的《动物生态学纲要》（1937）。在解放后的一二十年中，国内主要使用翻译过来的苏联教材，如纳乌莫夫的《动物生态学》（1958）和库加金的《动物生态学》（1959）。后来，由于种群生态学、群落和生态系统生态学的迅速发展，上述教材已不能适应近代生态学的要求。本书作者于60年代初期开始，在北京师范大学生物系讲授动物生态学，并编著了《动物生态学讲义》，以供本校教学和校际交流之用。十年动乱期间，虽然教学工作陷于停顿，但我们仍十分关注动物生态学的发展和国外一些新教材的动态。1977年10月，在成都召开的高等院校生物教材会议闭幕后，作者参加了由华东师范大学、北京师范大学、复旦大学、中山大学合编的《动物生态学》高校统编教材的编写工作。在此后连续八、九年的教学工作中，我们不断地钻研教材，总结经验，并对国外各种生态学教材的特点进行比较，结合我国的具体情况，编写了这本《动物生态学原理》。此书作为我校教材，并供兄弟院校生物系教学使用。

全书除绪论外，分环境分析（个体生态学）、种群生态学、群落和生态系统、应用生态学四篇、十二章。

在第一篇环境分析中，我们主要介绍各种非生物因素的生态作用，而把生物因子放在以后的两篇中讨论。为避免单纯地堆积资料，我们把重点放在介绍典型实例，阐明基本规律上，并力求做到内容新颖。许多生态学家认为，个体生态学的基本内容是生理生态学，作者同意这一观点。在本篇中，我们力求以生理生态学为主线，尽量把描述性资料换成对适应机理的阐明。

第二篇是种群生态学，主要介绍种群参数、数量变动、种群增长、种间关系、种群行为和种群调节等理论。和四校合编的教材一样，我们在本篇中继续强调种群动态的分析和种群增长的模型以及调节理论。在教学实践中，我们发现当代大学生的数学基础普遍较好，引导

他们理解对种群的数学分析方法和模型研究并不十分困难。但是，由于对自然种群动态的客观现实了解得不够，他们对模型研究的理解往往只停留在理论上。为此，我们在教材中增加了动物的自然种群数量变动特征一章。对我们来说，编写行为生态学一章是初次尝试。

第三篇是群落和生态系统。在群落生态学中，着重介绍群落结构分析以及在近代广为应用的一些关连系数、多样性指数和排序等数学生态学方法。在生态系统一章中，我们比在编写四校合编教材时增加了生态系统的稳定性、复合生态系统、城市生态系统和农业生态系统等方面的内容。

第四篇为应用生态学。本篇主要介绍资源管理、有害生物防治和人口控制三方面有关的生态学知识。至于有关环境保护和自然保护的知识，由于国内已有较多的参考书和资料，在此就不一一赘述了。全书最后以系统生态学简介作为附加章节而结束。

为便于教师选择和学生自学，我们在编写此教材时力争做到内容丰富，层次分明，并尽可能指出有关参考书目。当然，要在半年内完成此教材的教学是不切合实际的，但教师可根据学校和专业的性质、条件，选择某些章节作为讲授重点，而其他部分则让学生自学。在编写参考文献时，我们尽量把书中引用的都列出来，但为了避免篇幅过多，50年代以前的文献就从略了（特别重要的除外）。读者如对此有兴趣，可从阿利的《动物生态学原理》（1949）和奥德姆的《生态学基础》（1971）之参考文献中查阅。

在本书编写过程中，得到我的学生林特溟和马永胜的大力协作。林特溟同志不仅誊写了全部的手稿，对全书作了文字加工，还对其中一些内容提出宝贵的修正意见。马永胜同志绘制了全部插图，在插图的编排和设计上也作了大量的工作，作者在此一并致以谢意！

由于动物生态学的内容极其广泛，又与多门学科相互渗透，与若干社会问题紧密结合。限于作者的水平，不当之处乃至错误之处必定存在，敬希有关专家和广大读者批评指正。

作者 1986年6月

目 录

绪 论	1
一、生态学与人类的环境	1
二、生态学的定义和研究对象	2
三、生态学的发展史	7
四、现代生态学的特点	9
五、生态学的分支学科	11
六、生态学的研究方法	12
第一篇 环境分析	
第一章 生态因子的分类及其作用的一般特征	18
一、环境和生态因子	18
二、生态因子的分类	19
三、生态因子的作用方式	19
四、限制因子的概念	20
五、生态因子的其他作用	24
第二章 温度及其生态作用	26
一、地球上环境温度的分布及其变化	26
二、动物对低温和高温的耐受极限	34
三、温度对动物生长、发育、繁殖和寿命的影响	39
四、动物热能代谢的类型和体温调节的特点	50
五、动物对低温环境和高温环境的适应	57
六、温度与动物的行为	67
七、温度与动物的地理分布和数量变动, 热污染	71
第三章 其它非生物因子的生态作用	75
第一节 光和辐射	75
一、光、辐射的一般意义	75
二、地球的光分布	76
三、可见光对动物的影响	79
四、紫外线和红外线的影响	93
五、生物发光现象	93
第二节 水分的生态作用	94
一、水的一般意义	94
二、陆地环境中水的分布	95
三、水对陆生动物的影响	99
四、水生动物的水盐代谢和渗透压调节	115
第三节 空气和水的流动, 火	124
一、风	124

二、水流.....	130
三、火的生态作用.....	131
第四节 大气和水环境的化学性和其它物理性.....	132
一、气体代谢与大气、水环境中的化学组成.....	132
二、pH 值及其在水生动物生活中的作用.....	140
三、水的物理性质对水生动物生活的意义.....	141
四、水体的基底性质及其对底栖动物的影响.....	142
第五节 土壤和基底在动物生活中的作用.....	143
一、土壤的一般意义.....	143
二、土壤形成及土壤剖面.....	144
三、土壤的动物区系及其对土壤形成的影响.....	146
四、土壤的化学性质对土栖动物的意义.....	149
五、土壤的结构及其机械组成对土壤动物的影响.....	151
六、土壤的湿度及通气性对土壤动物的意义.....	152
七、土壤的温度及其对土壤动物的意义.....	155
八、土壤作为地上动物活动的基底.....	156
第六节 气候对动物的综合影响.....	157
一、温度和水分条件的共同作用.....	157
二、大气候和小气候.....	164
三、物候学与生态学.....	167

第二篇 种群生态学

第四章 种群统计学.....	173
一、种群的基本概念.....	173
二、种群的数量统计.....	177
三、种群的基本参数.....	188
四、种群的年龄分布和性比.....	191
五、生命表 (life table)	194
六、内禀增长能力.....	205
第五章 种群增长.....	213
一、种群在无限环境中的指数式增长.....	214
二、种群在有限环境中的逻辑斯谛增长.....	219
三、实验种群和野外种群的证据.....	224
四、具密度效应的种群离散增长模型.....	229
五、具时滞的种群离散增长模型.....	232
六、具时滞的种群连续增长模型.....	233
七、具年龄结构的种群增长模型 (Leslie矩阵)	235
八、种群增长的随机模型.....	241
第六章 自然种群数量变动.....	244
一、种群数量的季节消长.....	244
二、种群数量的不规则波动和周期性波动.....	246
三、种群的衰落和灭亡.....	277
四、生态入侵.....	280

第七章 种群的空间动态和行为生态	283
第一节 种群的空间动态	283
一、空间需要	283
二、种群的空间结构：内分布型或分布	283
三、空间利用的两类方式	287
四、扩散和迁移	294
第二节 种群的行为生态学	295
一、定型行为和学习行为	296
二、栖息地的选择	299
三、动物的通讯	300
四、社群等级	306
五、双亲行为	308
六、婚配制度	310
第八章 种群间相互关系	315
第一节 食物因子在动物生活中的意义	317
一、食物因子的重要生态意义	317
二、动物的食性分化及其基本类型	317
三、食性分化及其生物学意义	318
四、食性的变异	319
五、食物因子对动物生长发育和繁殖的影响	322
第二节 种间竞争	323
一、洛特卡-沃尔泰勒 (Lotka-Volterra) 模型	324
二、实验种群的竞争	331
三、自然种群的竞争	333
四、竞争与进化	338
第三节 捕食者和被食者	340
一、捕食者与猎物的相互适应	341
二、捕食者与被食者的数学和图解模型	343
三、实验种群研究	348
四、野外研究	349
第四节 寄生者与宿主	353
一、尼科森-贝利模型	353
二、哈塞尔-瓦利模型	355
三、哈塞尔-瓦利模型的推广	356
四、捕食和寄生系统的共同进化	357
第五节 食草作用	358
一、植物的保卫机制	358
二、食草动物的相互作用及植物与食草动物的相互作用	361
三、植物-食草动物系统的分类	363
第六节 r -选择和 K -选择	366
第九章 种群调节	369
第一节 密度制约和非密度制约的因素	369

第二节 气候因素.....	371
第三节 种间因素.....	373
第四节 食物因素.....	376
第五节 种内调节.....	378
一、行为调节——温·爱德华 (Wyne-Edwards) 学说.....	380
二、内分泌调节——克里斯琴 (Christian) 学说.....	382
三、遗传调节——奇蒂 (Chitty) 学说.....	383
第三篇 群落与生态系统	
第十章 群落生态学	387
第一节 群落的基本概念和特征.....	387
一、群落的概念及其产生.....	387
二、群落概念的重要意义.....	387
三、有关群落性质的两种观点.....	389
四、群落的基本特征.....	389
五、群落的命名.....	390
第二节 群落的结构和成分.....	391
一、群落的外貌和生长型.....	391
二、垂直结构.....	392
三、水平格局.....	395
四、时间格局.....	395
五、群落交错区和边缘效应.....	396
六、群落的物种组成.....	397
第三节 群落的演替.....	398
一、演替的概念及其产生.....	398
二、群落演替的实例.....	399
三、演替的分类.....	401
四、关于群落演替的顶极问题.....	403
五、群落的周期性“演替”.....	404
第四节 种间关连、相似性和排序.....	405
一、种间关连的测定方法.....	405
二、相似性系数.....	408
三、群落的排序.....	410
第五节 种的多样性.....	416
一、种多样性的测定.....	416
二、一些多样性等级的实例.....	423
三、决定多样性等级的因素.....	425
第六节 世界上的主要生物群落型.....	426
一、陆地生物群落.....	427
二、海洋生物群落.....	431
三、淡水生物群落.....	432
第十一章 生态系统	434
第一节 生态系统的基本概念和特征.....	434
一、什么是生态系统.....	434

二、生态系统的基本结构.....	436
三、生态系统中的生产和分解过程.....	443
四、生态系统的分类和举例.....	446
五、生态系统的稳态和稳定性.....	451
第二节 生态系统中的能流.....	455
一、能量环境.....	456
二、生态系统的能流模式.....	457
三、初级生产.....	460
四、次级生产.....	475
五、按能流特点对生态系统的分类.....	482
第三节 生态系统中的物质循环(生物地化循环).....	483
一、水循环.....	483
二、气体型循环.....	486
三、沉积型循环.....	491
四、营养物质收支.....	495
五、再循环途径和循环指数.....	497
第四节 生态系统的发育.....	499
第四篇 应用生态学	
第十二章 应用生态学的几个重要方面.....	503
第一节 生物资源的保护与科学管理.....	503
一、逻辑斯蒂模型.....	504
二、动态库模型.....	509
三、补充量与亲体量的关系.....	513
第二节 有害动物的防治与科学管理.....	517
一、消灭种群问题.....	517
二、控制数量问题.....	521
第三节 生态学与人口问题.....	531
一、世界人口的增长.....	532
二、我国人口的增长与现状.....	534
三、世界及我国人口的预测.....	536
四、人口增长与粮食、土地、污染等问题的关系.....	541
附:系统生态学简介.....	544
一、什么是数学模型.....	544
二、实例:三分室的碘循环模型.....	545
三、生态系统中物质循环的一般模型.....	548
四、建立模型的目的及常用的数学方法.....	550
五、建立模型的方法.....	552
参考文献.....	555

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，总人口已经接近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. 虽然宇宙是无限的，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之中，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分清楚。1986年8月将在美国召开第四次国际生态学会议，其中心议题就是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，以及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：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:

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(кашкарлов, 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。

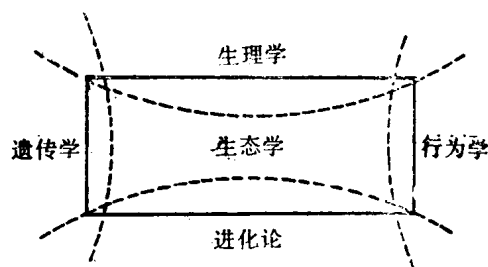
3. 澳大利亚生态学家安德列沃斯(Andrewartha, 1954)给生态学下这样的定义:研究有机体的分布和多度的科学。他把自己写的一本生态学教材定名为《动物的分布与多度》(The Distribution and Abundance of Animals)。这个定义较前面所介绍的明确。显然,它的中心是强调种群动态,它反映了生态学研究的重心由动物的自然历史转向到种群生态学。纳乌莫夫和克雷布斯的定义亦属此类。

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)。



图绪-1 生态学与其他生物学科的关系
(仿Krebs, 1985)

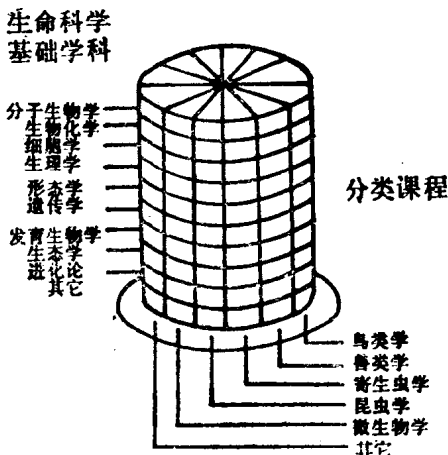
7. 我国著名生态学家马世骏对生态学的定义也属于这一类。他认为生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。

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。

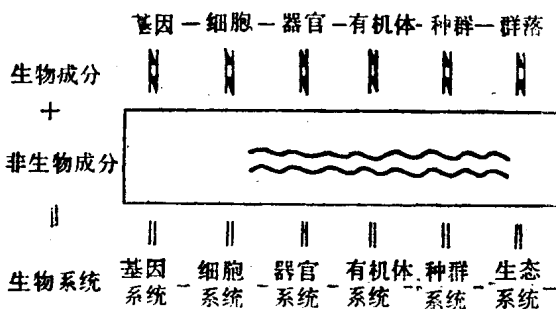


生物学的基础学科之一,而且也是每一门分类学科的一个重要组成部分。

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。生理学研究的是有机体(个体),而生态学研究的是有机体。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。

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(papabiosphere)。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(autechology)。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，在现代生态学研究一般避免使用它们。

3. 生态学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，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通气，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 就是自然—经济—社会复合系统的同义语。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，主要根据黄文几(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。只不过是当时尚没有形成系统的、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(Mobius)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，生态学的发展已不像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