

普通生态学

上册

尚玉昌 蔡晓明 编著

Q145
SYC

YH115/22

普通生态学

上册

尚玉昌 蔡晓明 编著



A0014217



北京大学出版社

新登字(京)159号

普通生态学

上册

尚玉昌 蔡晓明 编著

责任编辑: 李宝屏

*

北京大学出版社出版

(北京大学校内)

北京大学印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

850×1168毫米 32开本 11.25印张 290千字

1992年6月第一版 1992年9月第二次印刷

印数: 1001—3000册

ISBN7—301—01796—0/Q·52

定价: 7.55元

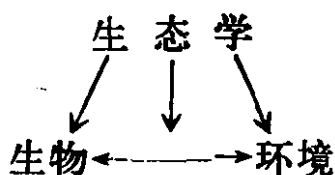
内 容 简 介

《普通生态学》(上册)包括种群生态学和群落生态学两部分。主要内容有种群特征、种群生命表、种群增长、种群间的相互关系、种群进化与适应、种群数量波动与调节、群落的特征和性质、群落结构、群落生态位和群落演替等。该书的主要特点是将植物生态和动物生态融为一体,综述生态学的一般原理,具有广泛的适用性;反映当代生态学研究的新水平和新观点,资料新颖,图表丰富。本书是根据多年教学经验编写而成,结构严谨,文字通俗易懂,可作为综合性大学和师范院校生物系、环境科学系和农林院校的教材,对一般生态学工作者也有参考价值。

绪 论

一、生态学的定义

生态学 ecology 一词源于希腊文 “oikos” (原意为房子、住处或家务) 和 “logos” (原意为学科或讨论), 原意是研究生物住处的科学。1866 年, 德国动物学家 Haeckel 首次为生态学下的定义是: 生态学是研究生物与其环境相互关系的科学。他所指的环境包括非生物环境和生物环境两类。后来, Taylor (1936)、Allee (1949)、Buchsbaum (1957)、Woodbury (1954) 和 Knight (1965) 等人所提出的定义都未超出 Haeckel 定义的范围。1967 年, Clarke 曾用图解说明了生态学的定义:



1966 年, Smith 认为“ECO”代表生活之地, 因此生态学是研究有机体与生活之地相互关系的科学, 所以又可把生态学称为环境生物学 (environmental biology)。

著名生态学家 Odum (1971) 在《生态学基础》(Fundamentals of Ecology) 一书中, 认为生态学是研究生态系统的结构和功能的科学, 具体内容应包括 (1) 一定地区内生物的种类、数量、生物量、生活史及空间分布; (2) 该地区营养物质和水等非生命物质的质量和分布; (3) 各种环境因素 (如湿度、温度、光、土壤等) 对生物的影响; (4) 生态系统中的能量流动和物质循环; (5) 环境对生物的调节 [如光周期现象 (photoperiodism)] 和生物对环境的调节 (如微生物的固氮作用)。

生态学的基本原理既可应用于生物，也可应用于人类自身及人类所从事的各项生产活动。事实上，现代生态学的发展已越来越把人放在了中心的位置。当代人口猛增所引起的环境问题和资源问题，使生态学的研究日益从以生物为研究主体发展到以人类为研究主体，从自然生态系统的研究发展到人类生态系统的研究。因此，在生态学的定义中，应当反映这种变化，把研究人与环境的相互关系包括在定义之内。总之，我们可以这样说：生态学是研究生物和人与环境之间的相互关系，研究自然生态系统和人类生态系统的结构和功能的一门科学。

二、生态学的分支学科及与其他学科的关系

生态学是一门综合性很强的科学，一般可分为理论生态学和应用生态学两大类。

理论生态学中的普通生态学 (General ecology) 是概括性最强的一门生态学，它阐述生态学的一般原则和原理，通常包括个体生态、种群生态、群落生态和生态系统生态四个研究层次。

理论生态学依据生物类别可分为：动物生态学 (Animal ecology)、植物生态学 (Plant ecology)、微生物生态学 (Microbial ecology)、哺乳动物生态学 (Mammalian ecology)、鸟类生态学 (Avian ecology)、鱼类生态学 (Ecology of fishes)、昆虫生态学 (Ecology of insects) 等。

理论生态学依据生物栖息地可分为：陆地生态学 (Terrestrial ecology)、海洋生态学 (Marine ecology)、河口生态学 (Estuarine ecology)、森林生态学 (Forest ecology)、淡水生态学 (Freshwater ecology)、草原生态学 (Grassland ecology)、沙漠生态学 (Desert ecology)、太空生态学 (Space ecology) 等。

应用生态学则包括：污染生态学 (Pollution ecology)、放射生态学 (Radiation ecology)、热生态学 (Thermal ecology)、古生态学 (Paleoecology)、野生动物管理学 (Wildlife management)、

自然资源生态学 (Ecology of natural resources)、人类生态学 (Human ecology)、经济生态学 (Economic ecology)、城市生态学 (City ecology) 等。

现代生态学的发展还促使了一些新的分支学科的诞生, 新分支学科包括: 行为生态学 (Behavioural ecology)、化学生态学 (Chemical ecology)、数学生态学 (Mathematical ecology)、物理生态学 (Physical ecology)、进化生态学 (Evolutional ecology) 等。

生态学是生物学的一个重要组成部分, 它与其他生物科学如形态学、生理学、遗传学、分类学及生物地理学有着非常密切的关系。此外, 生物的生活环境是很复杂的, 上至天文, 下至地理, 地球内外的一切自然现象都可能成为生物生存的环境因子, 因此, 深入地研究生态学必然会涉及数学、化学、自然地理学、气象学 (Meteorology)、地质学、古生物学、海洋学 (Oceanography) 和湖泊学 (Limnology) 等自然科学以及经济学 (Economics)、社会学 (Sociology) 等人文科学。作为一个生态学家应当具有广博的学识。

三、生态学研究简史

现代人, 即智人 (*Homo sapiens*) 是在大约25万年前由直立猿人 (*Homo erectus*) 进化来的。随着现代人的诞生, 人类便开始慢慢积累生态学知识, 早期的人类为了衣食住行, 必须选择躲避风雨猛兽的洞穴, 从事捕鱼、狩猎和采集野生植物等各项活动, 为此就必须熟悉生物的活动规律和它们与环境的关系。四、五千年前, 我国的神农氏曾尝百草以鉴别各种植物。希腊最早的医药学家 Hippocrates (公元前 460—377年) 曾写过一本《空气、水和草地》的书, 指出必须研究植物与季节变化之间的关系。Aristotle (公元前384—322) 在《自然史》一书中, 曾描述了生物与环境之间的相互关系以及生物之间的竞争。他的学生 Theophrastus (公

元前370—285) 在《植物的群落》(Plant Community) 一书中, 研究了陆地及水域中植物群落及植物类型与环境的关系, 被后人认为是最早的一位生态学家。

从中世纪文艺复兴以后, 生态学也像其他自然科学一样, 在欧洲经历了一个漫长的黑暗时期后, 开始得到了蓬勃发展。Boyle (1627—1691) 以小白鼠、猫、鸟、蛙、蛇和无脊椎动物为材料, 研究了低气压对动物的影响。Reaumur (1683—1757) 在6卷《昆虫自然史》中, 广泛涉及到了昆虫生态学知识, 他也是研究昆虫积温现象的先驱。Buffon (1707—1788) 在44卷《生命律》中, 主要是描述生物与环境的关系, 他认为动物的习性与对环境的适应有关。Humboldt (1764—1859) 于1799—1804年到南美洲热带和温带地区对植物及其生存环境进行了五年的考察, 收集了大量的植物标本和资料, 回国后出版了26卷巨著, 从而奠定了植物地理学的基础。Malthus 于1803年出版了他的《人口论》(Essay on Population), 不仅研究了生物繁殖与食物的关系, 而且特别研究了人口增长与食物生产的关系, 他的思想对 Darwin 有很大影响。世界著名生物学家 Darwin (1809—1882) 于1859年出版了他的名著《物种起源》, 该书对生态学和进化论作出了巨大贡献。英国学者 Forbes (1846) 不仅研究了爱琴海动物的分布, 指出在不同深度的海水中, 都有其特有的动物, 而且还依据古地质资料, 提出英伦诸岛的动植物是由欧洲大陆通过陆桥 (land bridges) 迁入的, 从而对生态学和古生态学的研究都作出了贡献。Mobius (德国) 从事牡蛎养殖场的研究, 于1877年提出了“生物群落”(biocoenose) 的术语。Wallace (1822—1913) 在马来半岛及南洋群岛从事8年的博物学考察后, 著有《生物世界》和《动物的地理分布》等著作, 对生态学、生物地理学和进化论都有很大贡献。丹麦生态学家 Waronig 的名著《植物生态学》(1881) 是这一领域的经典著作之一。德国生态学家 Schimper 在《植物地理学》(1898) 一书中, 阐明了植物分布与各种环境因子之间的关系, 并特别重视环

境中非生物因子的作用。Warning 和 Schimper 二人都有许多学生（来自英、法、美、俄各国），如英国的 Tansley 和美国的 Cowles，他们后来都成了著名的生态学家，并对生态学作出了很大贡献。

进入20世纪后，生态学的发展更为迅速，人材辈出，著作颇多。芝加哥大学的 Cowles (1901) 对植物群落颇有研究，是美国生态学知识的启蒙者。Shelford 在 1907 至 1951 年间，发表了几十篇论文，对生态学贡献很大，在 1929 年出版的《实验室及野外生态学》一书中，着重于动物群落的研究，后来在 1931 年又出版了《温带美洲的动物群落》，该书颇负盛名。Adams 于 1913 年出版了《动物生态学研究指南》一书。英国牛津大学的 Elton 最先提出了食物链和生态金字塔的概念，他擅长于种群生态学的研究，曾于 1917 年和 1933 年先后出版了两本《动物生态学》。Clements 和 Shelford 于 1936 年合著的《生物生态学》至今仍是一本内容丰富的著作。1937 年我国著名鱼类学家费鸿年出版了《动物生态学纲要》，这是我国第一本动物生态学著作。Tansley 是英国植物生态学家，他把生物与其环境看成是一个整体，并于 1935 年首次提出了生态系统 (ecosystem) 的概念。Chapman 著有《动物生态学》(1931)，他认为自然界中生物数量之所以能够保持平衡是由于生物的繁殖力与环境阻力相互制约的结果。Gause 在《生存斗争》(1934) 一书中认为，生态位 (niche) 有差异的物种可以共存，他还详细分析了影响种群消长的各种生态因子。Lotka 1934 年出版了《生物群落的理论分析》，这是一本将数学应用于生态学的理论著作。Allee 等人所著《动物生态学原理》(1949) 是一本内容丰富的生态学巨著。Dies 所著《自然群落》(1952) 论述了物理环境与生物群落的关系，并讨论了群落的演替问题。Andrewartha 和 Birch 合著的《动物的数量与分布》主要以昆虫为材料，进行了生态学的定量分析，并讨论了生物的种群变动、分布和周期活动，还涉及到遗传学方面的研究。

此外，Woodbury 的《普通生态学原理》(1954)、Kendigh 的

《动物生态学》(1961)、Smith, R.L.的《生态学及野外生物学》(1980, 第三版)、Knight的《生态学的基本概念》(1965)、Clarke的《生态学基本原理》(1967)、Odum的《生态学基础》(1971)、Krebs的《生态学: 分布和数量的实验分析》(1985 第三版)、McNaughton和Wolf的《普通生态学》(1979 第二版)、May的《理论生态学》(1976)、Varley等人的《昆虫种群生态学分析方法》(1975)、Smith, J.M.的《生态学模型》(1975)、Kumar的《现代生态学概念》(1983)、Anderson的《环境生态学: 生物圈、生态系统和人》(1981)和White等人的《环境系统》(1984)都是近代生态学的代表著作。

值得注意的是, 近一、二十年来, 人类生态学有了很大发展。人类生态学一词最早是由美国社会学家Park等人于1921年提出来的, 但人类生态学的兴起还是近一、二十年的事。这方面出版的主要著作有: Ehrlich的《人口、资源、环境——人类生态学的课题》(1972)、Smith的《人类生态学: 一个生态系统方案》、Ehrlich等人的《生态科学: 人口、资源和环境》(1977)、Ehrlich等人的《人口与环境——人类生态学的当前课题》、Murdock主编的《环境、资源、污染和社会》(1975)和Pimentel等人的《食物能量和社会》(1979)。我国在这方面的著作有尚玉昌的《人类生态学》(1982—1984, 生态学杂志连载)、宋健和于景元的《人口控制论》(1985)、夏伟生的《人类生态学初探》(1984)、尚玉昌的《生态学及人类未来》(1989)、窦伯菊等人的《生态学与人类生活》(1985)、孙儒泳的《生态学与人类》(1982)等。

我国的生态学事业是在1949年以后才得到发展的, 起初发展缓慢, 与整个国家建设事业的发展极不适应, 与世界先进水平及迅猛的发展速度差距极大。但近一、二十年来, 随着我国人口、环境和资源问题的突出和现代化建设的需要, 生态学日益受到国家和人民的重视, 出现了加速发展的可喜形势。1972年, 我国当选为“人与生物圈”计划国际协调理事会的理事国, 并于1978年

9月成立了“人与生物圈”国家委员会，负责组织我国参加“人与生物圈”计划的各项研究工作，并提出了生态系统研究的各项课题。目前，我国已在长白山建立了森林生态系统的定位研究站，在内蒙古建立了草原生态系统定位研究站，并且在全国各地建立了四百多个自然保护区，其中的长白山自然保护区、广东鼎湖山自然保护区和四川卧龙自然保护区还加入了国际生物圈自然保护区的协作网。1979年10月，我国正式成立了生态学会；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。解放后的40年间，我国已陆续出版了数十部生态学著作，主要有：《植物生态学》（乐天宇，1958）、《植物生态学》（何景，1959）、《东亚飞蝗蝗区的研究》（马世骏，1965）、《生物与环境》（林昌善、尚玉昌，1980）、《昆虫种群数学生态学原理与应用》（丁岩钦，1980）、《植物生态学》（云南大学生物系，1980）、《昆虫生态学》（邹钟琳，1980）、《生态学漫笔》（尚玉昌，1981）；《生态学与人类》（孙儒泳，1982）、《动物生态学浅说》（林育真，1982）；《动物生态学》（华东师范大学等，1982）《生态学的信息》（余谋昌，1982）、《森林生态系统与人类》（徐凤翔，1982）、《种群科学管理与数学模型——种群的盛衰兴亡》（孙儒泳，1983）、《植物生态学》（第二版）（曲仲湘等，1983）、《植物生态学的数量分类方法》（阳含熙、卢泽愚，1983）、《动物繁群生态学》（单国桢，1983）、《人类生态学初探》（夏伟生，1984）、《生态学引论——害虫综合防治的理论及应用》（赵志模、周新远，1984）、《昆虫生态学的常用数学分析方法》（修订版）（邬祥光，1985）、《生态经济学探索》（许涤新，1985）；《植物群落学》（林鹏，1986）、《环境生物学》（林昌善等，1986）、《土壤-植物系统污染生态研究》（高拯民，1986）、《社会生态学》（丁鸿富等，1987）；《植物群落学》（王伯荪，1987）、《动物生态学原理》（孙儒泳，1987）、《昆虫种群生态

学》(徐汝梅, 1987)、《植物生态学》(祝廷成、钟章成等, 1988);《常绿阔叶林生态学研究》(钟章成, 1988)、《生态学及人类未来》(尚玉昌, 1989)、《生态学与社会经济发展》(孙儒泳、尚玉昌等, 1989)、《生态学概论》(苏智先、王仁卿等, 1989)、《现代生态学透视》(马世骏主编, 1990)。上述期刊和著作对推动我国生态学事业的发展都发挥了重要作用。

四、生态学的发展趋势

生态学知识的积累虽然可以追溯到史前时期, 但作为专门的科学研究来说, 只能从17世纪和18世纪的自然史或博物学研究算起。生态学主要是从自然史和博物学的研究中独立出来的。然而, 现代生态学却是在19世纪末和20世纪初开始确立的, 直到五、六十年代才得到了更大的发展。现代生态学的基础是在19世纪后期奠定的, 主要有下面几个领域的研究: (1) 自然史和生物区系调查; (2) 环境生理和生态适应的研究 (个体生态学); (3) 进化论与自然选择的研究; (4) 人口与人口统计学的研究; (5) 生态地理和自然保护的研究。这说明生态学从一开始就继承了许多学科的研究成果, 具有明显的综合性。

生态学发展迈出的第一步是从个体的观察转向群体的研究, 即从个体生态学 (autecology) 转向群体生态学 (synecology) 的研究。从19世纪末到1930年 Shelford 等人《生物生态学》一书的出版, 这一期间生态学逐渐以群落为研究重点 (包括种群生态学研究), 其代表著作有 Warning 的《植物生态学: 植物群落研究导论》(1909, 英译本)、美国人 Cowles 的《密执根湖沙丘植被的生态关系》(1899) 等。此时已逐渐形成了研究植物群落的几大学派, 研究方法也有了明显进步: 已逐渐由描述到定量, 由静态到动态, 由局部到整体, 由考察到实验。不仅动物种群数量的研究开始定量计数, 植物群落的调查也已定量化, 因此在本世纪头十年中就出现了丰盛度、恒定度和频度等概念。动态的研究是从

Cowles (1899) 开始的, 他提出了演替的概念, 而且发展了顶极群落的思想。群体生态学从种间关系着眼, 把所有生物看成一个整体, 并与环境联系起来进行综合研究。1916年,^{*}Clements在《植物的演替: 植被发展的分析》一书中, 首次把 biome (生物带) 一词作为生物群体的基本单位。在20世纪前期还开始了群体的实验研究: 在植物方面对植被进行实验研究, 在动物方面则用果蝇和黄粉甲等昆虫进行实验种群的数量变动研究。同时还诞生了研究种群遗传结构的遗传生态学。这一期间的群落研究为后来生态系统概念的提出和研究打下了基础。

生态学第二步的重大发展是开展生态系统的研究。生态系统 (ecosystem) 一词首先是由英国植物生态学家 Tansley 于 1935 年在一篇题为“植被概念和名称的使用和滥用”的论文中提出来的。应当说, 这不是 Tansley 一人的功绩, 而是长期生态学研究的必然结果。生态系统思想的渊源至少可以上溯到达尔文, 很多学者都提出过类似生态系统的概念和名词, 如自然综合体、林分型和自然地理群落等。就现代生态学来说, Elton (1927) 强调食物链问题, Thienemann (1939) 指出生产者、消费者和分解者三者的关系以及 Linderman (1942) 在“生态学的营养动态”一文中强调能量流动等, 都对生态系统概念作出了重要贡献。此后, 热力学和经济学的概念渗入了生态学, 50 年代以后, 信息论、控制论和系统论也为生态学带来了自动调节原理和系统分析方法, 使得进一步揭示生态系统中的物质、能量和信息之间的关系成为可能。生态系统的研究经常涉及农、林、牧、猎、渔、野生动物管理和人类所面临的许多重大课题, 可见, 生态系统的研究具有重大的理论意义和实用意义。于是, 生态学在本世纪 50 年代又进入了一个大发展时期, 使生态系统成了生态学研究的重点课题。60—70 年代, 有关生态系统理论和应用的研究论文如雨后春笋般地大量涌现, 生态系统概念已开始应用于地学、农学和环境科学。生态系统的研究很自然地涉及到了整个生物圈, 这使

生态学一方面与地理学、地球化学等学科交叉，另一方面又开始同社会科学互相渗透，从而显示了高度综合性的研究方向。

近一、二十年，由于人口猛增、环境污染和资源枯竭三大社会问题的日益突出，使生态学越来越为人们所重视，于是人们开始向生态学寻求解决问题的途径，这除了使生态学具有越来越大的应用价值外，还使人类生态学、污染生态学和资源生态学等新的分支学科应运而生，并得到了迅速发展。人类生态学的兴起和生态学与社会科学的交叉是现代生态学的最新发展趋势。70年代连续出版了许多把生态学与社会科学（诸如经济学、法律学和政治学等）相结合的专著，如《生态学与国际关系》（1978）、《生态学——政治、法律》（1976）、《政治生态学》（1975）、《社会生态学》（1973）、《城市生态系统》（1974）等。实际上，早在60年代就已经有人用生态系统观点考察人类社会了，后来又有许多学者要求在制定国民经济计划时，应当考虑生态效益问题。这一方面是由于社会发展的紧迫需要，另一方面是由于生态学已经发展到了能够提供生态系统原理和方法的阶段，因此，人类生态学不仅有必要发展，而且也有可能得到较快地发展。这促使生态学不仅与技术、经济密切相关，而且与政治和法律也发生了联系。

总之，现代生态学是在积累大量资料的基础上形成的生态学发展新阶段。生态学在20世纪初期以群落为研究重点时就显示出从描述到定量，从静态到动态，从局部到整体，从单纯考察到实验分析的新特征。从20世纪中期生态系统概念提出以来，生态学研究在理论和方法上都发生了巨大变化，这给生态学的应用带来了更广阔的前景。现代生态学从以生物为研究中心发展到以人为研究中心，在改造世界和造福人类方面发挥着越来越重要的作用。

目 录

绪 论.....	(1)
第一篇 种群生态学.....	(1)
第一章 种群生态学概论.....	(3)
第一节 种群的基本概念.....	(3)
第二节 什么是种群生态学.....	(4)
第三节 种群的基本特征.....	(6)
第二章 种群生命表及其分析.....	(28)
第一节 生命表的基本概念.....	(28)
第二节 生命表的一般构成.....	(29)
第三节 特定时间生命表.....	(31)
第四节 特定年龄生命表.....	(31)
第五节 动态混合生命表.....	(34)
第六节 图解式生命表.....	(36)
第七节 植物生命表.....	(42)
第八节 生命表的编制方法.....	(46)
第九节 生命表分析.....	(48)
第三章 种群的增长.....	(77)
第一节 种群增长的一个简单模型.....	(77)
第二节 种群的几何级数增长.....	(78)
第三节 种群的指数增长.....	(84)
第四节 种群的逻辑斯谛增长.....	(85)
第五节 对种群增长模型的修正.....	(95)
第四章 种群间的相互关系.....	(105)
第一节 种群相互关系的类型.....	(105)
第二节 竞争.....	(106)

第三节	捕食	(126)
第四节	寄生物与寄主之间的相互关系	(141)
第五节	协同进化	(146)
第五章	种群的进化和适应	(158)
第一节	进化、生态学与适应性	(158)
第二节	种群的生殖对策	(159)
第三节	种群的生活史对策	(166)
第六章	种群的数量波动和调节	(171)
第一节	种群数量调节问题的研究简史	(171)
第二节	种群数量调节模型	(176)
第三节	密度制约和非密度制约因素	(179)
第四节	种群数量的周期波动	(180)
第五节	种群数量调节的外源性因素	(186)
第六节	种群内的自我调节机制	(195)
第七节	种群的自然调节与进化	(199)
第八节	植物种群的自然调节	(203)
第二篇	群落生态学	(209)
第七章	群落生态学概论	(211)
第一节	群落的基本概念	(211)
第二节	群落的基本特征	(212)
第三节	有关群落的两个不同观点	(214)
第四节	生态梯度分析与群落的开放性	(216)
第五节	群落成分沿环境梯度发生变化的3种假说	(218)
第六节	个体间的进化适应对群落功能和稳定性的影响	(222)
第七节	进化史对群落结构和功能的影响	(223)
第八节	群落的主要属性	(225)
第九节	群落的分类和群落类型	(226)
第八章	群落的结构	(237)
第一节	植物的生长型	(238)
第二节	植物的生活型	(245)
第三节	群落的垂直结构	(248)

第四节	群落季节性	(257)
第五节	群落中的关键种、优势种和物种多样性	(261)
第六节	群落中物种的相对多度	(275)
第九章	群落中的生态位	(282)
第一节	生态位的定义和研究简史	(282)
第二节	生态位的超体积模型	(284)
第三节	生态位重叠与竞争	(286)
第四节	生态位分离	(290)
第五节	生态位宽度	(291)
第六节	生态位压缩、生态释放和生态位移动	(294)
第七节	生态位动态	(296)
第八节	生态位的维数	(297)
第九节	生态位的计算公式	(299)
第十章	群落的演替	(302)
第一节	演替的概念和理论	(302)
第二节	演替的类型和演替的一些主要概念	(304)
第三节	演替的时间进程	(306)
第四节	演替的几个实例	(308)
第五节	顶极群落	(323)
第六节	演替的开始——生物定居	(328)
第七节	群落演替中的物种取代机制	(334)
第八节	群落演替和物种多样性	(339)