

序

春萌夏华、秋敛冬藏。天地有大美、四时有明法、万物有成理。钩深索隐、说法明理，乃人之大乐、生之大幸，亦为学者之责、学人之任也！

生命乃宇宙之精、自然之华，自成之来已历千万季矣！其与环境和谐共处、融合演化之生态理论古人虽早有窥究，但其严密成熟学说之确立却只略长于甲子之年。何哉？统合之论需有饱学之士，精微之理要有严密之术，野外之习多赖耐劳之人。况生命之精巧、环境之多变、表现之细微非朝夕可悟也。然时至今日，生态之说、环境之论已日臻完善，且已渗入社会生活各个层面，已然现代之人、杰出之士非懂之理、必修之课也！研习其基本理论、掌握其主要知识，不仅可一探生命存在之状况，亦可一窥世界大势之趋向也！

惜当今之世，借社会发展之名行毁损生态之境多矣，鼠目寸光之人亦众矣！追本溯源，乃生态之学不够彰显、生物之说不甚普及也。故推广生态之学、广播环保之术乃教师学人不能回避之责也！

吾学浅才陋、俭腹枯肠，本不擅此大任。然萤火之光也可借明、点滴之水亦能解渴。况人人都不行动何人才能行动、何时都不开始何时才能开始？故借四方游学之际、多国游览之时，广看多摄、善问好学，自觉稍懂自然生态之理、浅窥自然之术，故裁选核心内容、挑选典型图片汇成此辑。望以简洁科学之描述、精美生动之图示给读者以知识和乐趣！

学得生态，活得生态！信乎？

周长发

zhouchangfa@njnu.edu.cn

2017年1月

前 言

生态学主要研究自然状态下生物与环境之间的相互关系及其演化适应过程和模式。它的基本理论对指导我们人类可持续发展、人与环境和谐统一等有重要意义，故在当今世界越来越多地引起关注和研究。

生态学理论综合性强、范围广泛、发展迅猛。对于基本理论的准确把握、深入了解和系统学习是生物学、生态学、农林类专业学生的不可或缺的研究任务之一。

当前，大多数国外生态学教材往往独特性较强，有较深的研究背景和实例，而国内的教材内容却大多简单、重复，个性不足，实例较少，偏重于理论的归纳与总结，独创性较弱。有鉴于此，本书作者结合多年生态学教学实践，在阅读大量原始文献的基础上编成此书。它的内容涵盖了基础生态学或普通生态学的所有方面，每个章节只针对一个主题，并以较浅显的语言、原创图片进行介绍和展示，寄希望给大学生和对生态学感兴趣的读者带来阅读的兴趣并较容易地有所收获。

在本书的编写过程中，南京师范大学的很多老师尤其是程罗根、杨州及戴建华等教授给了我们很多鼓励和支持，我们将最诚挚的敬意和谢意献给他们！

云南大学生命科学学院的陆树刚教授慷慨提供了部分照片，使本书增色不少。

南京师范大学蜉蝣研究组的李丹、王艳霞、孙俊芝、韩轶轲、斯琴、罗娟艳、胡泽、张伟等在照片拍摄、文字录入和校对方面给予了一定的协助。

几年教学过程中有许多同学就基础生态学和环境生态学的相关问题与我们进行过讨论。他们上课时的认真态度、钻研精神和专注眼神给了我们很多激励！

由于水平十分有限，在编写过程中，我们虽极其尽力小心，相信书中错误及不足之处仍有不少，欢迎读者及同行批评指正！

编 者

2016年9月

南京师范大学生命科学学院

目 录

序 前言

第一章 绪论	1
一、生态学的定义	1
二、生态学的发展简史	2
三、生态学在生物学中的地位和角色	4
四、生态学的研究方法	4
五、生态学的核心研究内容及层次	4
本章小结	5
本章重点	5
思考题	6

第一部分 个体生态学

第二章 生物与环境关系的一般规律	9
一、大环境和小环境	9
二、生态因子	10
三、生态因子对生物的制约作用	11
四、生态因子的作用规律	13
五、生态幅的调整及生物适应	16
六、生物对环境反作用	18
本章小结	20
本章重点	20
思考题	21
第三章 光的生态作用	22
一、地球上光的变化	22
二、地球上光的作用	25
本章小结	32
本章重点	33
思考题	33
第四章 温度与生物	34
一、温度变化	34
二、温度对生物的作用	37

三、生物对温度的适应	39
四、生物分布与温度	42
五、火与生物	43
本章小结	43
本章重点	44
思考题	44
第五章 水与生物	45
一、水的特性	45
二、陆地上水的分布	46
三、干旱对植物的伤害	47
四、生物对水分的适应	48
本章小结	53
本章重点	53
思考题	53
第六章 大气与生物	54
大气层及其生态意义	54
本章小结	58
本章重点	58
思考题	58
第七章 土壤与生物	59
一、土壤的构成和形成	59
二、土壤的质地和结构	60
三、土壤与生物相互作用	63
本章小结	64
本章重点	65
思考题	65

第二部分 种群生态学

第八章 种群的基本特征	69
一、种群的遗传特征	69
二、种群的空间分布特征	72
三、种群的数量特征	75
四、种群的年龄结构	78
五、性比	79
本章小结	81
本章重点	81
思考题	81
第九章 生命表	82
生命表的内容	82

本章小结	87
本章重点	88
思考题	88
第十章 种群增长理论模型	89
一、种群的离散增长模型	89
二、非密度制约种群的连续增长模型	91
三、与密度有关的种群连续增长模型	92
本章小结	94
本章重点	94
思考题	94
附：逻辑斯谛 (Logistic) 积分方程的推导	95
第十一章 自然种群数量变动	96
一、自然种群的数量变动规律	96
二、种群的暴发	99
三、种群平衡	101
四、种群的衰亡	101
五、生态入侵	102
六、种群调节	102
本章小结	106
本章重点	106
思考题	106
第十二章 种内关系	107
一、性别关系	107
二、竞争	117
三、合作和利他	124
四、动物的社会性	124
五、动物的领域性	125
本章小结	127
本章重点	127
思考题	127
第十三章 种间关系	128
一、种间竞争	128
二、捕食作用	134
三、食草作用	136
四、寄生	137
五、偏利共生	139
六、偏害共生	139
七、互利共生	140
八、共栖	141
九、中性作用	142

本章小结	142
本章重点	143
思考题	143
第十四章 生态位	144
一、生态位的概念及其演进	144
二、生态位的维度	146
三、群落物种丰富度与其生态位的关系模型	148
本章小结	149
本章重点	149
思考题	149
第十五章 生活史对策	150
一、复杂而多样生活史的缘故	150
二、生物的生活史对策	153
三、复杂的生活史	158
本章小结	161
本章重点	161
思考题	161

第三部分 群落生态学

第十六章 群落及其基本特征	165
一、群落的概念	165
二、群落的基本特征	166
本章小结	186
本章重点	186
思考题	187
附：常见的 8 种较容易理解的群落多样性指数及其公式	187
第十七章 群落动态	189
一、群落的波动	189
二、群落的演替	192
本章小结	206
本章重点	207
思考题	207
第十八章 群落分类	208
一、中国植被分类系统	208
二、中国植被型组简介	212
本章小结	220
本章重点	220
思考题	220

第四部分 生态系统生态学

第十九章 生态系统	223
一、生态系统概念	223
二、生态系统的组成与结构	225
三、食物链和食物网	228
四、营养级	229
五、能量传递效率	230
六、生态金字塔	233
七、生态系统的反馈调节	234
八、生态平衡	235
本章小结	236
本章重点	236
思考题	236
第二十章 生态系统主要类型及分布	237
一、陆地主要自然生态系统类型	237
二、水域自然生态系统类型	248
三、海洋生态系统	254
四、农业生态系统	255
五、城市生态系统	256
本章小结	259
本章重点	260
思考题	260
第二十一章 生态系统中的能量流动	261
一、生态系统的能量及传递规律	261
二、生态系统中的初级生产	261
三、生态系统中的次级生产	268
四、生态系统中的分解	272
五、研究生态系统能量流动的3个经典实例	273
本章小结	276
本章重点	277
思考题	277
第二十二章 生态系统的物质循环	278
一、物质循环的一般特征	278
二、主要的物质循环过程	278
本章小结	283
本章重点	284
思考题	284

第二十三章 保护环境	285
一、自然生态系统的功能及对人类的作用	285
二、人类活动对地球的改变	285
三、人类活动对局部生物及生态系统的影响	286
四、人类活动对全球的影响	288
五、恶化的环境对人类的影响	292
六、环境保护及重建思路	293
七、环境保护主要措施	294
本章小结	295
本章重点	295
思考题	295
生态学爱国教育专题	296
参考文献	307
中文索引	318
英文索引	327

1

第一章

绪 论

生物的生存与发展离不开环境。每个生物个体都要不停地从外界获得营养、食物，呼吸气体，交换能量，并且向周围环境排出代谢废物等。种群内的不同个体之间也存在着程度不同的联系，如婚配、竞争、协作和淘汰等；种群本身也有形成、发展和衰亡过程；不同种群之间也有个体的迁入或迁出、基因交换或竞争淘汰等。生活在同一地域的不同种群形成群落，它们之间具有捕食、寄生、共生等多种相互关系。同时，群落本身也要与环境交换物质（如水）与能量（如光能）等从而形成生态系统，后者的存在与平衡也需要有能量和物质的不断输入与驱动。总之，在所有层次和水平上，生物与周围环境、生物与其他生物之间都存在着复杂多样的关系、作用和联系。如果把生物体或其群体之外的所有一切都看做环境的话，那么我们可以这样说，生物与环境之间存在着多种多样的复杂关系（图 1-1）。而生态学就是研究生物与环境之间相互关系的学科。



扫一扫看彩图

图 1-1 生物离不开环境示例（小白鹭在水中捕鱼）

一、生态学的定义

Haeckel (1866) 首先提出和使用“**ecology**”一词，它由希腊词词根 *oikos*（意为“房子”）和 *-λογία*（意为“学问”）组合变化而成。因此，从词源上讲，生态学（ecology）是研究生物“住所”的科学，即研究生物与其环境之间相互关系的科学。

在生态学的发展过程中，许多人因强调不同的研究分支和领域，从不同的角度提出过多种生态学的定义（方萍和曹凑贵，2008）：

生态学是关于生物与环境关系的综合学科 (Haeckel, 1866);

生态学是关于动物与有机和无机环境各种关系的学科 (Haeckel, 1869);

生态学研究生物的居所,它是有关生物与周围所有有机或无机环境之间存在的各种关系总和的知识 (Haeckel, 1869);

生态学是关于动物、植物与历史的、现实的外部环境或生物之间关系的科学 (Burdon-Sanderson, 1893);

生态学研究植物与其周围环境和和其他植物之间关系,这些关系随植物生境的不同而变化 (Tansley, 1904);

生态学研究动物、植物与生境和习性之间的关系 (Elton, 1927);

生态学主要关注动物在群落中的地位及能量关系而非它们的结构和适应性 (Elton, 1927);

生态学是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繁殖、生活、数量及分布的意义 (Haymob, 1955);

生态学是研究生态系统的结构和功能的科学 (Odum, 1956, 1971);

生态学是研究有机体与生活地之间相互关系的科学 (Smith, 1966);

生态学是研究自然环境尤其是生物与周遭关系的学科 (Ricklefs, 1973);

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制的科学 (马世骏, 1980);

生态学是综合研究有机体、物理环境与人类社会的科学 (Odum, 1997)。

Haeckel 与马世骏的观点具有较大的包容性,在我国应用相对较广。

二、生态学的发展简史

生态学由来已久,从萌芽到当下,生态学经过了长期的发展过程和成熟步骤 (阳含熙, 1989; 吴兆录, 1994; 卢升高和吕军, 2004)。

(一) 萌芽时期: 17 世纪以前的生态学

朦胧的生态学思想和论述很早就已出现在中外古籍中。汪子春等 (1992) 考证,成书于公元前 11~5 世纪的《诗经》中,就包含有生态学内容。例如,“春日迟迟,采芣苢”、“秋日凄凄,百卉具腓”就包含有物候的萌芽。《诗经·豳风·七月》中更有“五月斯螽动股;六月莎鸡振羽;七月在野,八月在宇,九月在户,十月蟋蟀,入我床下。”《夏小正》(约成书于公元前 350 年)中记载了许多物候现象。《管子·地员篇》(约成书于公元前 220 以前)中有大量生态学论述,更有土壤与植物、山地植被垂直分布、植物分布与水环境之间关系、植物分层等信息的详细记载。《庄子·山木篇》(约成书于公元 300 年)中有食物链的记述。鲍照《登大雷岸与妹书》(公元 439 年)曰“北则陂池潜演,湖脉通连。芡蒿攸积,菰芦所繁。栖波之鸟,水化之虫,智吞愚,强捕小,号噪惊聒,纷物其中”,明显含有生物与环境、食物链及生存斗争等信息。

在欧洲,亚里士多德按栖息地划分了动物类群(水栖、陆栖),Theophrastus 曾提出植物群落含义及动物体色是对环境的适应等。这一时期,古人的生态学观念和论述是朴素的和朦胧的。

(二) 建立时期: 17~19 世纪

文艺复兴之后,各学科都有长足进步,生态学也不例外。例如,Boyle(1670)发表了低压对动物的试验结果,标志着动物生理生态学的开端;1735年 Reaumur 记述了许多昆虫生态学知识;Malthus(1798)的《人口论》阐述了人口增长与食物之间的关系;Humboldt(1807)的《植物地理知识》描述了物种的分布规律;Darwin(1859)的《物种起源》更系统地深化了人类对生物与环境相互关系的认识;Haeckel(1866)对生态学予以定义;德国的 Mobius(1877)创立了生物群落概念;Schroter 提出了个体生态学和群体生态学两个概念。

这一时期最重要的成果是提出了生物进化论、生态学定义和植物生态学长足发展。

(三) 形成时期: 1901~1953 年

进入 20 世纪后,动物生态学迅猛发展,如种群增长逻辑斯谛(Logistic)方程的提出;Lotka(1925)和 Volterra(1926)分别提出了描述两个种群间相互作用的 Lotka-Volterra 方程;Elton(1927)在《动物生态学》一书中提出了食物链、数量金字塔、生态位等非常有意义的概念;Lindeman(1942)提出了生态系统能量传递的渐减法则。

这一时期,植物生态学在植物群落研究上有了很大的发展,一些学者如 Clements、Tansley、Whittaker、Gleason 和 Chapman 等先后提出了诸如顶极群落、演替动态、生物群落类型(biome)、植被连续性和排序等重要概念,对生态学理论的发展起了重要的推动作用。同时由于各地自然条件不同,植物区系和植被性质差别甚远,在认识上和工作方法上也各有千秋,形成了几个中心或学派。

1. 英美学派(Arglo-American school)

这一学派的代表人物是美国的 Clements 和英国的 Tansley。他们的特点是重视群落的动态,从植物群落演替观点提出演替系列、演替阶段群落分类方法,并提出了演替顶极的概念。

2. 法瑞学派(Zurich-Montpellier school)

这一学派的代表人物在法国蒙彼利埃(Montpellier)城的国际高山和地中海植物研究站及瑞士苏黎士城地理植物研究所,如瑞士的 Rübél 著有《地理植物学的研究方法》(1922)和法国的 Braun-Blanquet 著有《植物社会学》(1928)。这一学派的特点是重视群落研究的方法,用特征种和区别种划分群落的类型,建立了严密的植被等级分类系统,在联邦德国和法国完成了大量植被图。法瑞学派的影响最大,欧洲大陆国家包括大多数东欧国家及日本、印度和非洲拉美都有不少人属此学派。

3. 北欧学派

这个学派以瑞典 Uppsala 大学为中心,代表人物为 du Rietz。他们重视群落分析、森林群落与土壤 pH 关系,1935 年以后,与法瑞学派合流,合称西欧学派,或叫大陆学派,不过仍保留把植物群落分得很细的特点。

4. 前苏联学派

这个学派以 Sukachev 为代表,注重建群种与优势种,建立了一个植被等级分类系统,并重视植被生态与植被地理,很重视制图工作,完成了全苏植被图。

这一时期的标志性成果有 Emerson 和 Allee 等著的《动物生态学原理》(1949)、Odum 的《基础生态学》(1953)等,明确提出了基础生态学的 4 个分支学科:个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学。

(四) 现代生态学时期：1953 年以后

现代生态学的主要特点有：①新技术和新手段的应用，如遥感技术和地理信息系统的应用；②向微观（如分子水平）与宏观（如生物圈水平）两方面的发展（图 1-2）；③环境问题得到高度重视；④分支学科众多。

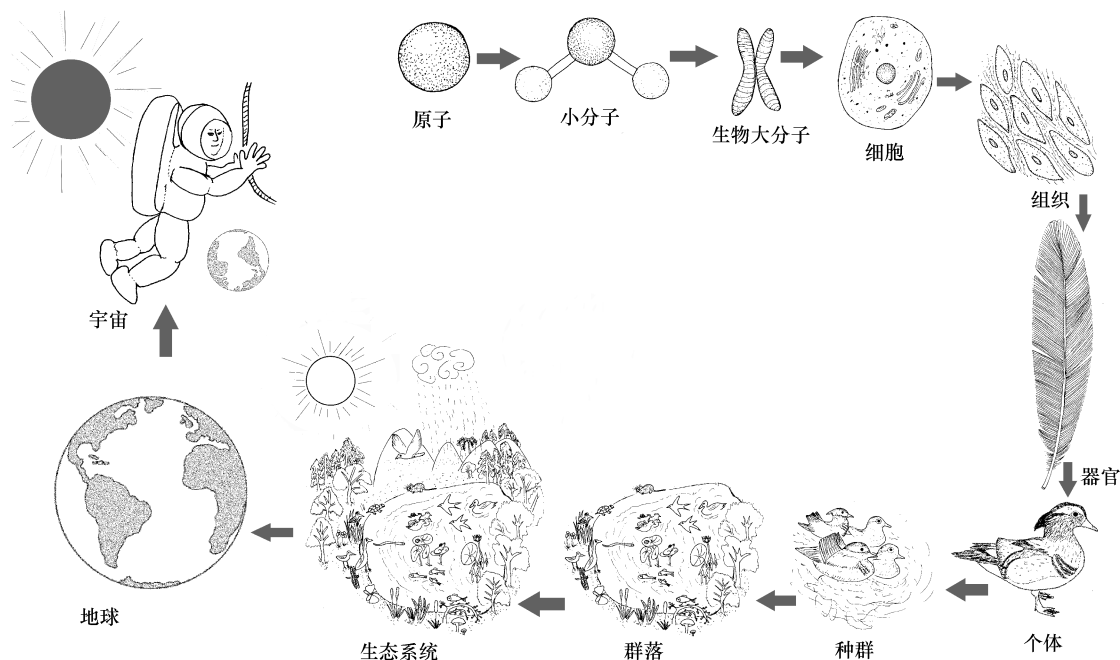


图 1-2 现代生态学的研究范围日益向宏观和微观方向发展

三、生态学在生物学中的地位 and 角色

生态学是生物学中的综合性学科，它综合了多学科的知识 and 研究手段。在如图 1-3 所示的多层蛋糕模型中，生态学是处于生物学基部的横跨所有生物门类的综合性研究分支。它与生物进化论是生物学中综合性最强的两个学科。

四、生态学的研究方法

与所有自然科学一样，生态学的研究方法也包括野外实地观测、室内控制实验及其两方面的综合。随着技术的提高 and 精进，观测手段和设备日新月异，如遥感卫星、高空摄影摄像等，为生态学的研究提供了现代化工具。同时，随着分子技术的发展，分子生态学的研究也取得了长足进步。

五、生态学的核心研究内容及层次

生态学的研究内容与范围十分广泛，故生态学的分支学科十分繁杂。然而，就总体而言和一般研究人员能够涉及的领域来看，生态学的核心研究内容和基础研究主要有 4 个方面，分别为个体生态学、种群生态学、群落生态学 with 生态系统生态学（图 1-2）。其中，种群生

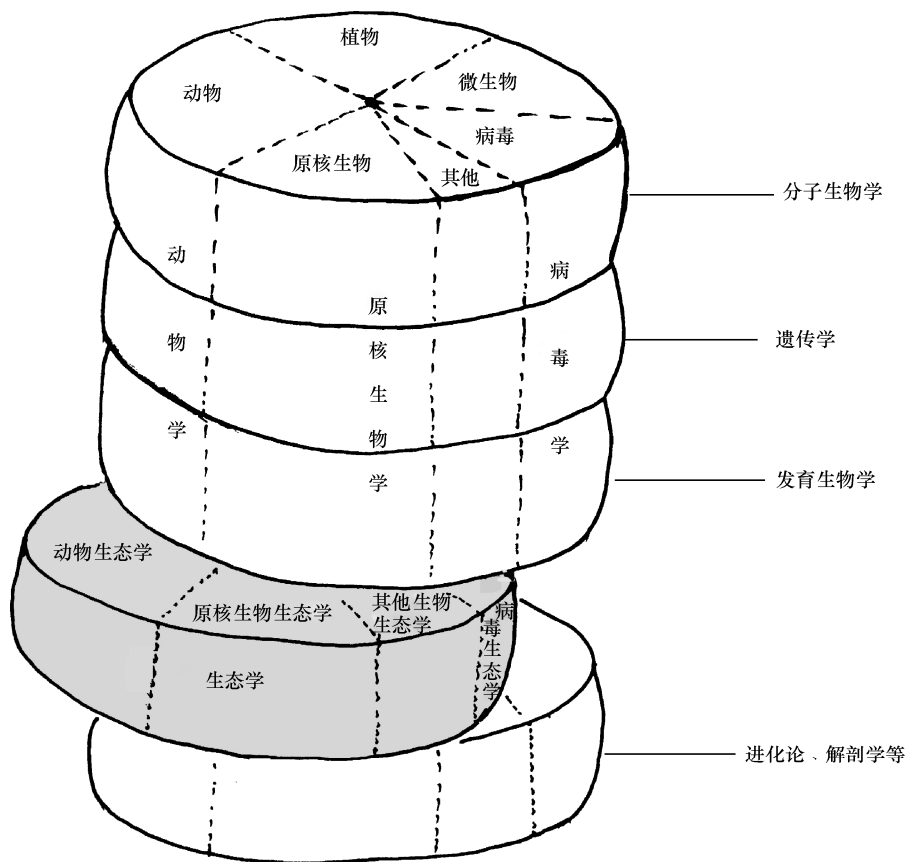


图 1-3 生物学分支学科的多层蛋糕模型
示各学科的相对地位和划分，其中生态学是综合性的基础学科

态学中关于种群增长数学模型的研究与建立将生态学从描述性学科变成定量描绘性学科，从而使其日益精确化、科学化和可预测化。因而，基础生态学的核心内容与理论基础全部集中于此。

本章小结

由于生物体及其群体与外界时时刻刻都进行着物质和能量的交换，因而其不可避免地受到外界环境的影响。而生态学就是研究生物（系统）与外界环境（系统）之间相互关系的学科，它将人类的认识从单纯对生物及人类自身转移到生物与外界环境的关系上，并往往将它们当做一个整体或系统进行考察和研究。由于考察主体的多变、研究范围的多样、技术手段的更新，生态学的内涵不断扩大，生态学本身也从对现象的朦胧描述逐渐发展到对生物规律和模型的拟合和建立，从而逐渐发展成为成熟的、综合性的生物学分支学科。

本章重点

Haecckel (1866) 定义生态学是关于生物与环境关系的综合学科；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。另有很多人对其研究的内容进行过定义和限定。

生态学研究的范围从原子、分子至宇宙，范围极大。然而就基础生态学而言，其研究主体分别是生物个体、种群、群落和生态系统，相应地，基础生态学可以分为4个分支学科，分别为个体生态学、种群生态学、群落生态和生态系统生态学。当然，生态学在形成和成熟的过程中，其分支学科极多，分类方法也多种多样。

由于生态学要研究生物及其环境，因而所有可应用于有机体或无机体的研究手段和设备都可在生态学找到用武之地，研究生态学的方法和仪器极为多样。宏观上讲，主要有可控实验、野外观察和综合方法。随着信息技术和新科技的日新月异，相信生态学的研究方法和仪器设备将更加先进、便携、精确和有效。

思考题

1. 生态学的定义中较简洁、科学、内涵广泛的是哪几个？为什么？
2. 基础生态学按其研究层次可以分为哪几个分支学科？
3. 生态学的发展历史有哪几个阶段？
4. 生态学的研究方法有哪些？
5. 现代生态学的特点是什么？
6. 就生态学的特点来看，学习和研究生态学时要具备什么样的思维和观点？
7. 为什么从古人开始就关注生态学？或者说为什么生态学的萌芽起源较早？
8. 为什么生态学有多种定义？
9. 生态学与环境学的区别与联系是什么？
10. 生态学有什么特征？

第一部分 个体生态学

——生态因子对生物体的作用及规律



扫一扫看彩图

第二章 生物与环境关系的一般规律

第三章 光的生态作用

第四章 温度与生物

第五章 水与生物

第六章 大气与生物

第七章 土壤与生物

2

第二章

生物与环境关系的一般规律

生态学是研究生物与环境之间相互关系的学科。因此，环境的概念在生态学中极其重要。生态学中的环境（environment）是指特定生物主体周围的一切总和，包括栖息的平台、活动的空间、移动的地域，以及地域之内的气候、生物、营养等一切。需要注意的是，生态学中的环境，是指特定生物主体周围特定的一切，离开了主体，环境概念也就不存在了（图 2-1）。生物主体可以是个体，也可以是个体的集合——种群，或者是种群的组合——群落，以及更高层次的生态系统。

一、大环境和小环境

环境的范围可大可小。一般而言，我们把地球大气层内的环境称作大环境。由于地球的公转、自转及其与其他星球之间的相互作用，地球大环境内的一些条件是呈规律性变化的，如季风、四节变化、洋流、降水等；有些条件是恒久不变的，如地球的引力、磁场等。可以把大环境中的这些条件组合称为大气候。它影响了生物的生存和分布，如地球陆地生态系统中的热带雨林、常绿阔叶林、落叶林、针叶林、草原、荒漠及苔原等从赤道向两极有规律地分布。就特定的生物个体及其组合而言，它更多的是受到小环境内小气候的影响。

通常，小环境是指对生物发生直接影响的、与其直接邻接的环境，如接近植物体表面的大气状态或者根系附近的土壤条件、啮齿类动物、白蚁、蜜蜂等群居性动物洞穴内的小气候等（图 2-2）。当然，小环境主要受大环境（如气候带、土壤区域等）的控制，也受到生物的影响和作用，即植物与动物的生长发育与活动可形成独特的小环境。就生物的生长发育和在小范围内的分布格局而言，小环境具有十分重要的生态作用。例如，白蚁巢内的温度与外界温度相差往往较大；郁闭的林下可形成阴凉、湿润的小环境；森林的阻碍作用和呼吸、蒸腾等生理活动，能使周围大气的温度和气体成分、浓度发生局部变化。Calder（1973）发现蜂鸟总是将巢筑在一个突出的树枝下方，以受到遮护且减少不利气候的影响。高山寒冷地区的垫



图 2-1 主体与环境的相对性
对植物来说，寄生于此的网蝽为寄生虫和天敌；而对网蝽而言，植物是食物。它们互为对方的环境因子



扫一扫看彩图

状植物内部温度可以比外界温度高出好几度且较稳定。在生态学研究和学习过程中，除了要注意大环境对生物的影响外，还要重视小环境及其生态作用，往往只有通过小环境生态作用的研究与分析，才能揭示出生物与环境间相互关系的实质与规律。



图 2-2 金腰燕的巢内是它的小环境，而巢外为它的大环境

二、生态因子

组成环境的所有因素中有些对生物主体有重要作用，如光、温、水、气、食物等能影响它们的分布、形态、生理、生存与繁殖等。如果没有这些要素，那么生物就无法生存。当然环境中也有一些因子对生物的影响不大，如微风、没有直接关系的生物（如草和水对牛是重要的，但与之生活在同一地域的吃鱼的鹭鸟对其几乎没有什么影响）及空间等。环境中的各要素又称为环境因子（environmental factor），那些影响生物主体生存与繁殖的环境因子又称为生态因子（ecological factor），特定生物生活范围之内所有生态因子组成了这种生物的生境（habitat）。生态学研究的重要对象之一就是生态因子的生态作用。重要的生态因子有与生物有关的种间种内关系，与无机环境有关的光、温、水、气等。

生态因子多种多样。诸如光与温度等可以变动的生态因子可以称为变动因子，而如引力、地磁、太阳常数等基本不变的生态因子可以称为恒定因子。在变动因子中，有周期性变动因子，如四季变化和潮汐涨落等，也有非周期性变动因子，如风、降水、捕食等。

也可以从另外一些角度来看待生态因子。例如，有些生态因子是随某种种群密度的变化而变化的，如食物因子往往随着种群密度的增加而减少，它反过来又影响种群数量和密度的增加；而天敌数量的增加会对种群的密度有抑制作用。它们可以被称为密度制约因子，可以调节种群的密度和数量。而气候中的温度、降水等因子不会随生物种群密度的改变而改变，它们对所有个体或整个种群都有影响，可以被称为非密度制约因子（表 2-1）。



扫一扫看彩图