

应用生态学

APPLIED ECOLOGY

张金屯 主 编

李素清 副主编

科 学 出 版 社
北 京

内 容 简 介

本书较系统、完整地概括了应用生态学的全貌，并反映了应用生态学研究的最新进展。全书以人与自然的协调发展为主线，以生态学原理为依据，以全球化、环境保护、可持续发展等为重点，通过对地球自然-经济-社会复合系统的研究，揭示生态系统合理、安全运行的机制，寻求可持续发展的战略与模式。

本书可作为生态学、环境科学等相关专业的研究生教材，以及资源、环境等相关部门的科技工作者与管理人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

应用生态学/张金屯主编.-北京:科学出版社,2003
(研究生教学参考书)

ISBN 7-03-010647-4

I. 应… II. 张… III. 生态学-应用 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 054762 号

责任编辑:马学海 邱 璐 贾学文 / 责任校对:包志虹

责任印制:刘士平 / 封面设计:王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社编务公司编辑制作

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003 年 2 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003 年 2 月第一次印刷 印张:48 1/4

印数:1—1 000 字数:600 000

定价:68.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

前 言

自 20 世纪 20 年代, 由于人口增长, 工业发展, 城市化速度加快, 人类开始面临许多新的问题和挑战, 例如: 人口问题、环境问题、资源问题、能源问题、粮食问题等, 这些都涉及人类的生存与发展。尤其是 20 世纪 60 年代, 这些问题日益严重, 出现了多方面的危机。这些危机的控制和解决, 都要以生态学为基础, 因而引起各国政府和科学家对生态学的关注。生态学研究也因此而得到蓬勃发展。研究的重点也从理论生态学向应用生态学扩展, 并且渗透到地学、经济学及农、林、牧、渔、医药卫生、环境保护、城乡建设等各个部门, 从而使应用生态学成为内容丰富、多学科交叉、多分支的综合性学科。目前, 应用生态学是与自然、社会、经济、文化等生产建设和实践关系最为密切的学科之一。

应用生态学的研究对象十分的广泛, 几乎包括了地球表面所有的生态系统类型。应用生态学的基本研究内容就是对与人类生产生活密切相关的生态系统的组成、形态、结构、功能、环境及由它们的变化而引起的生态系统生产能力的波动, 生态环境的变迁, 生态灾害的形成与防范, 生态系统管理与调控等方面进行深入探讨, 了解生态系统合理、安全运行机制, 以求生态系统处于最佳运行状态, 为人类谋求更大的利益。由于应用生态学内涵丰富, 难以全面涵盖, 本书只是涉及该学科的主要方面。对于各相关专业的研究生、科技工作者及管理者, 该书基本上能够满足其需要。

本书共有 19 章。其中第一章、第二章和第十四章由张金屯撰写, 第三章由李琪撰写, 第四章由郭逍宇撰写, 第五章由王琳撰写, 第六章由上官铁梁撰写, 第七章、第十章和第十一章由程占红撰写, 第八章、第九章和第十五章由李斌撰写, 第十二章由张桂莲撰写, 第十三章由骆冬玲撰写, 第十六章由张峰撰写, 第十七章、第十八章和第十九章由李素清撰写。全书由张金屯统稿。

本书的出版得到了国家自然科学基金委员会和科学出版社的大力支持, 在此特致谢意。由于作者水平所限, 书中错误在所难免, 敬请各位专家和读者不吝赐教。

张金屯

2002 年 2 月

目 录

前言

第一章 绪 论	1
第一节 应用生态学的概念和范围	1
第二节 应用生态学发展简史	3
第三节 应用生态学理论框架与研究方法	10
第二章 生态学基础	13
第一节 生态系统的概念及其组成	13
第二节 生态系统的能量流动	27
第三节 生态系统的物质循环	32
第四节 生态系统的信息传递	38
第五节 生态系统一般规律及生态平衡	41
第六节 生态系统研究的调查取样	45
第三章 农业生态学	50
第一节 农业生态学概述	50
第二节 农业生态学的基本原理	52
第三节 农业生态系统的结构	60
第四节 农业生态系统的功能	66
第五节 生态 农 业	70
第四章 森林生态学	92
第一节 概 述	92
第二节 森林生态系统	93
第三节 森林生态系统的生态研究	100
第四节 森林生态系统的生态应用	114
第五节 生 态 园 林	124
第五章 草地生态学	132
第一节 草地生态学概论	132
第二节 草 地 资 源	135
第三节 草地的功能	146
第四节 草地生态系统	150
第五节 草地畜牧业	155
第六节 草地生态学模型	168

第七节 草地退化与荒漠化	171
第八节 草地灾害及保护	177
第六章 工业生态学与清洁生产	180
第一节 工业生态学	180
第二节 清洁生产	195
第七章 旅游生态学	210
第一节 旅游生态学的产生与发展	210
第二节 旅游生态学的研究内容和学科性质	214
第三节 旅游与环境	215
第四节 旅游环境承载力	233
第五节 旅游地的规划设计	237
第六节 旅游地的管理	244
第七节 旅游环境的保护	247
第八章 环境生态学	250
第一节 环境生态学的概念及研究内容	250
第二节 人类所面临的主要环境问题	251
第三节 环境污染防治的生态对策	258
第四节 生态环境质量评价	282
第五节 环境建设的生态设计	289
第六节 环境生态工程	291
第九章 城市生态学	300
第一节 城市生态学的概念及其研究内容	300
第二节 城市生态系统的组成结构及其特点	302
第三节 城市生态系统的功能	306
第四节 城市生态系统的平衡与调控	316
第五节 城市建设的生态设计	325
第六节 城市生态环境规划	330
第十章 资源生态学	343
第一节 资源生态学产生的背景与发展过程	343
第二节 资源的涵义	347
第三节 资源的分类	349
第四节 资源生态学的研究对象、内容和学科性质	358
第五节 资源生态学的基本理论	364
第六节 资源、环境与经济作用的机制	366
第七节 资源生态问题的解决途径：资源生态学的综合研究	372
第八节 资源生态系统的宏观调控	377
第十一章 自然保护生态学	384

第一节	自然保护生态学概论	384
第二节	生物多样性	388
第三节	自然保护区	395
第四节	生物圈保护区	407
第十二章	恢复生态学与生态工程学	411
第一节	恢复生态学与生态工程学的发展概况	411
第二节	恢复生态与生态工程的原理及方法	414
第三节	退化生态系统类型与恢复生态工程	423
第十三章	灾害生态学	448
第一节	灾害生态学概论	448
第二节	洪涝灾害	451
第三节	泥石流与滑坡	456
第四节	干旱	460
第五节	台风	463
第六节	其他灾害	466
第十四章	有害动物管理生态学	470
第一节	引言	470
第二节	有害动物管理的原则	471
第三节	有害动物的生态因子调控	474
第四节	有害动物生态系统调控	477
第十五章	景观生态学	480
第一节	景观和景观生态学	480
第二节	景观的结构、功能及动态	483
第三节	景观异质性和景观类型	505
第四节	景观的生态监测	510
第五节	景观生态学规划与管理	515
第十六章	全球变化生态学	526
第一节	全球变化生态学概述	526
第二节	全球变化产生的影响	531
第三节	中国的全球变化研究	542
第十七章	经济生态学	547
第一节	导论	547
第二节	经济生态系统	553
第三节	经济生态系统面临的问题	566
第四节	产业生态建设	572
第五节	经济生态价值评估技术	576
第六节	经济生态系统可持续发展	587

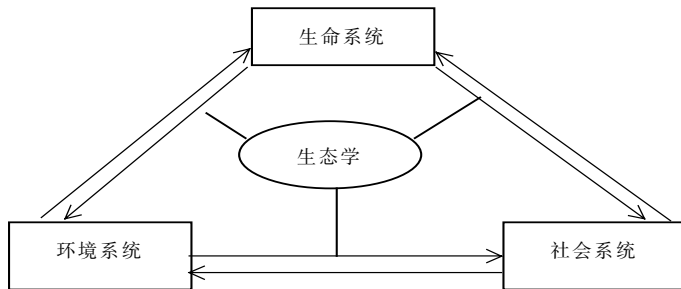
第七节 经济生态系统的管理·····	593
第八节 案例：山西生态环境经济损失分析·····	601
第十八章 可持续发展生态学·····	611
第一节 可持续发展生态学概述·····	611
第二节 可持续发展的理论框架·····	616
第三节 可持续生态系统·····	622
第四节 可持续发展面临的问题·····	633
第五节 生态系统可持续发展的研究方法·····	637
第六节 可持续生态系统管理与规划·····	644
第七节 可持续生态体系建设·····	659
第八节 可持续发展的生态对策·····	673
第十九章 人类生态学·····	679
第一节 导 论·····	679
第二节 人类种群结构与动态·····	681
第三节 人类生态系统·····	703
第四节 人类文明与自然环境的关系·····	713
第五节 人类面临的生态危机·····	721
第六节 生态伦理建设·····	732
第七节 人类生态系统的可持续发展·····	741
参考文献·····	751

第一章 绪 论

第一节 应用生态学的概念和范围

一、应用生态学定义

“生态”一词是目前科技文献及报纸杂志使用最多的词汇之一，而“生态学”则是目前最常用的学科名称之一。首先我们来了解一下生态学的定义。对于生态学(ecology)的概念，不同的学者有不同的理解。德国动物学家 Haeckel(1866)最早给生态学下的定义是：生态学是研究有机体与其周围环境之间相互关系的科学。美国生态学家 Odum(1956)从生态系统的角度出发认为：生态学是研究生态系统结构和功能的科学。Hedgpeth(1969)认为生态学可定义为生物因素、社会因素和历史因素之间及他们内部的相互作用(interaction)，这些因素总是包围着一个人所在的家庭、学校、邻居及彼此重叠着的社会团体。这一定义把生态学与人类社会联系得更加紧密。我们认为：生态学是研究地球表面生态系统、环境系统和社会系统相互关系的学科，包括系统的结构、组成、功能、动态及其相互关系，即：



生态学一般分为两大类，一是理论生态学(theoretical ecology)，二是应用生态学(applied ecology)。理论生态学是研究生命系统、环境系统和社会系统相互作用的基本规律，建立关系模型，并据此预测系统的未来发展变化。应用生态学则是将理论生态学研究所得到的基本规律和关系应用到生态保护、生态管理和生态建设的实践中使人类社会实践符合自然生态规律，使人和自然和谐相处，协调发展。

实际研究中，理论生态学和应用生态学是相互交叉的，很难明显分开，因为前者需要有研究对象的实例，而后者也要有适合研究对象的独特理论或模型。

二、应用生态学的研究内容

应用生态学的研究对象十分的广泛，几乎涵盖了地球表面所有的生态系统类型，因此，它的研究内容也十分丰富。应用生态学的基本研究内容就是对与人类生产生活密切相关的生态系统的组成、形态、结构、功能、环境以及由它们的变化而引起的生态系统生产能力的波动，生态环境的变迁，生态灾害的形成与防范，生态系统管理与调控等方面进行深入探讨，了解生态系统合理、安全运行机制，以求生态系统处于最佳运行状态，为人类谋求更大的利益。

应用生态学由于研究内容丰富，几乎涉及所有的产业部门和人类生活的各个方面，因此而产生了多个分支学科。根据各分支学科的特点，我们将其归为三大类：产业生态学(industrial ecology)、管理生态学(ecology of ecosystem management)和效益生态学(efficiency ecology)。产业生态学是研究各大产业内部及与外部之间的生态关系，它追求产业在生态关系协调的前提下的高生产率，但生产率并不等于生产效益。各产业部门都有自己独特的生态系统和研究对象，因此就有自己独特的研究理论和方法。管理生态学主要研究某些特殊生态系统的管理理论、方法和策略，以及受损生态系统的修复理论和技术，保护生态系统平衡发展。效益生态学主要研究生态效益和经济效益的关系，它在生态效益不受损害的情况下，追求高的经济效益，但这种经济效益是以长期的持续的发展为特征的。而以上三大类又各含有多个分支学科，见图 1-1。

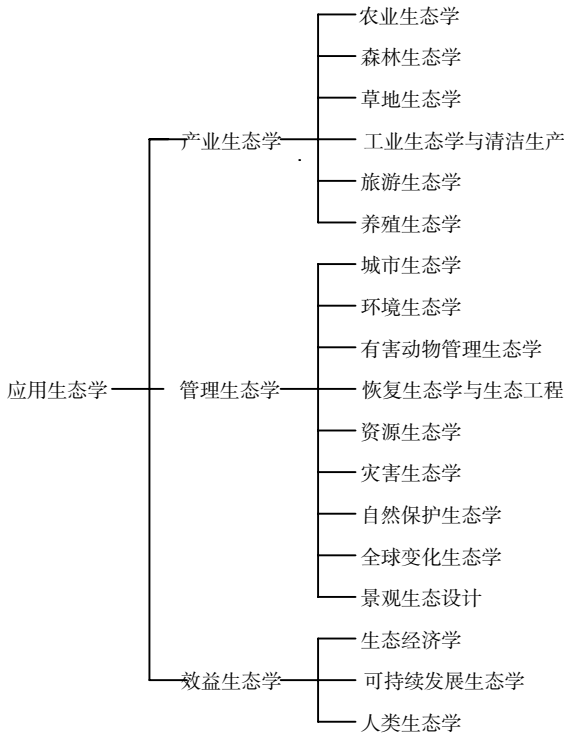


图 1-1 应用生态学的分支学科

图 1-1 中的分支学科是粗略的划分,实际上有的分支学科同时含有三大类特征,比如草地生态学,本身是产业生态学,但它也含有草地管理生态学和草地生态经济学等。

三、应用生态学研究的目的和意义

应用生态学与人类生产、生活、环境等诸多方面都有密切的关系,是人类认识自然生态系统,保护生态环境,创造生态价值,提高生产效率,维持全球生态良性循环的科学基础,也可以说它是人类赖以生存的科学基础之一。明白了这一点,就不难理解研究应用生态学的目的和意义了。

第二节 应用生态学发展简史

同其他的学科一样,生态学的实践和应用要比生态学理论早得多。人类在地球上出现,就要寻觅食物,也就是要猎捕动物,采集植物果实等。他们知道什么样的动物生活在什么样的环境中,知道什么植物的果实何时成熟等,这实际上就含有生态学的知识和应用。但作为一门学科,应用生态学是在生态学建立之后逐渐发展起来的。

一、生态学理论的发展

生态学理论的形成和发展经历了一个漫长的历史过程。概括地讲,大致可分出四个时期:生态学的知识积累时期,生态学理论建立时期,生态学理论大发展时期和现代生态学理论时期。

1. 生态学知识积累时期(17 世纪之前)

在人类文明的早期,为了生存,人类不得不对其赖以裹腹的动植物的生活习性及其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工作了。在古书中,已记载有不少有关生态学知识。早在 5000 年前我国的神农曾尝百草已鉴别各种植物。而公元前 1200 年,我国《尔雅》一书就记载了 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.)在《自然史》一书中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《植物群落》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。那时还没有生态学这一名词,也就不可能使生态学发展成为独立的科学。

2. 生态学理论形成时期(17~19 世纪)

进入 17 世纪,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,在 1670 年,著名化学家 Boyle 以无脊椎动物为材料研究了低气压对动物的效应,标志着动物生理生态学的开端;1735 年,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理论先驱;1855 年 Candolle 将积温引入植物生态学,为现代积温理论打下了基础;1765 年, Buffon 在《生命律》中,主要描述了生物与环境的关系;1792 年,德国植物学家 Willdenow 在《草学基础》一书详细讨论了气候、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“群落”、“外貌”等概念,并指出“等温线”对植物分布的意义;1798 年, 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。

进入 19 世纪,生态学得到很快的发展并日趋成熟。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 提出生态学(ecology)一词并首次提出了生态学定义。1877 年,德国学者 Mokiuss 提出了“生物群落”概念(biocoenose)。丹麦植物学家 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 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果,被公认为是生态学的经典著作。Warming 和 Schimper 的不少弟子后来都成为著名生态学家,为生态学做出了重要贡献。

3. 生态学理论大发展时期(20 世纪前 50 年)

虽然前一时期随着生态学概念的提出,一些生态学研究专著也随之出版,但完整的生态学理论体系是在 20 世纪才逐步形成和完善的。像明确的个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、数学生态学等分支学科的概念、理论和方法都是在这一时期形成和发展的。这一时期在动物生态学方面,生理生态学、动物行为生态学和动物群落生态学等研究有了较大进展。在此间出版的有关著作有 Jennings(1906)发表的《无脊椎动物的行为》;美国生态学家 Shelford(1913)的《温带美洲的动物群落》等。在植物生态学方面出现了大量著作。例如, Klebs(1903)发表的《随人意的植物发育的改变》;美国 Cowels(1910)发表的《生态学》;Clements(1904,1907)分别发表的《植被结构与发展》和《生态学及生理学》;俄国学者 Sukachev(1908)发表的《布列扬斯克森林群系及它们的相互关系》;英国 A. G. Tansley(1911)发表的《英国的植被类型》等。1910 年,国际植物学大会正式采用了个体生态学和群体生态学术语,使生态学向更深更细的方向发展。

20 世纪 20 年代到 50 年代,生态学得到进一步巩固和发展。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 Lotka(1925)有关种群增长的数学模型,使数学生态学逐步形成,并被广大生态学者所接受。这一时期出版的

动物生态学教科书和专著有：美国生态学家 Chapman(1931)的《动物生态学》；C. Elton(1927)年的《动物生态学》；Shelford(1929)的《实验室及野外生态学》；中国费鸿年(1937)年《动物生态学纲要》；前苏联 Kawkapob(1945)年的《动物生态学基础》等。这一时期对动物个体生态、竞争理论、种群动态等进行了深入研究，形成了较完整的生态理论体系。1949年，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时期的标志。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)年的《植物社会学》；英国 Tansley(1923)年的《实用植物生态学》；美国 Clements(1916)年的《植物的演替》及 Clements 与 Weaver(1929)合著的《植物生态学》；前苏联 Sukachev(1908)的《植物群落学》等。由于各地自然条件、植物区系、植被特征与利用的巨大差异，使植物生态学在研究理论，研究方法，研究重点上有所不同，而导致形成了不同的生态学派，主要有四大学派。

前苏联学派：主要代表人物有 Sukachev、Korovin、Dokhman，他们以欧亚大陆大草原和森林带为主要研究对象，注重植物群落与环境的联系，重视建群种与优势种，建立自己的植被等级分类系统，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与植被地理为主，统称为“地植物学”(geobotany)。在 20 世纪 70 年代以前，前苏联学派对我国生态学影响较大。

英美学派：代表人物是英国的 Tansley 和美国的 Clements，研究对象主要是美洲大陆的植被，他们以研究植物群落的演替和创建顶级学说而著名，所以又被称为动态学派。他们对生态系统生态学、数学生态学、植被分类排序等诸多方面做出了重要贡献。

北欧学派(Uppsala 学派)：由瑞典 Uppsala 大学的 Sernander 所创建，继承人为 Du Rietz。所以也叫做瑞典学派。他们在植物群落结构方面研究较细，强调环境，尤其是土壤环境与群落分布的一致性。研究对象主要是斯堪的纳维亚地区结构较单一的植被。后来该学派接受了不少法瑞学派的东西而与后来趋于一致。

法瑞学派：代表人物 Braun-Blanquet。它有两个研究基地，一在瑞典苏黎世大学，一在法国蒙特利埃大学，所以又称苏黎世-蒙特利埃学派，他们联合创建了“国际高山和地中海地植物研究站”和“Rubel”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。其研究方法首先要对样地中植物区系进行详细调查、记录和分析，又被称为植物区系学派，他们的植被分类以严格的群落排表而著称。1935 年瑞典学派与本学派合并，被称为欧洲大陆学派。这一时期随着学科的发展，英、美等国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《生态学杂志》(*Journal of Ecology*)(1913)、《生态学》(*Ecology*)(1920)、《生态学专论》(*Ecological Monographs*)(1931)、《动物生态学杂志》(*Journal of Animal Ecology*)(1932)等。

到 20 世纪 50~60 年代，出现了一些新的生态研究中心。如德国的 Ellenberg 对生态幅度与生理幅度及生态组的研究；美国的 Picolou 对数学生态学和生物多样性的研究；德国的 Wurzburg 大学 Lange 植物生理生态研究；英国北威尔士大学的 Harper 对植物种

群的研究和 Greig-Smith 对植物数量生态学的研究；美国康奈尔大学 Whittaker 对植被梯度分析的研究等。

4. 现代生态学理论时期(20 世纪 60 年代至今)

这一时期生态学研究比以前各个时期都更为活跃，大部分国家成立了生态学会，并出版了自己的学术刊物，如《澳大利亚生态学杂志》(*Australia Journal of Ecology*)、《加拿大生态学杂志》(*Canadian Journal of Ecology*)、《生态学研究》(*Ecological Research*)、《热带生态学》(*Journal of Tropical Ecology*)、《实用生态学》(*Functional Ecology*)、《生态学杂志》、《生态学报》等。生态学研究对象已在宏观方向上扩展到生态系统、景观与全球生态研究。在生态系统水平上，对各生态类群的生产力、能量流动与物质循环研究取得了丰硕成果。景观生态学的形成与发展更加令人瞩目。美国景观生态学家 Forman(1986, 1995)分别出版了《景观生态学》(*Landscape Ecology*)和《土地镶嵌体——景观与区域生态学》(*Land Mosaic--Ecology of Landscape and Region*)两部书，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了较大进展，从区域扩展到整个生物圈。生态学在宏观发展的同时，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(molecular ecology)等分支学科。并创刊了《分子生态学杂志》(*Journal of Molecular Ecology*)。这一时期研究手段进展很快。生态学研究已广泛使用野外自动电子仪器(测定光合、呼吸、蒸腾、水分状况、叶面积、生物量与微循环等)；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、景观到全球生态)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，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(system ecology)。近 30 年来电子计算机的迅速发展和应用，促进了生态系统建模与系统生态学的发展。

二、应用生态学的发展

应用生态学的发展同样经历了漫长历程，与生态学理论的发展相一致，但相对滞后于理论的发展。应用生态学大致可分为三个发展阶段：应用生态学萌芽阶段、应用生态学形成阶段和应用生态学大发展阶段。

1. 应用生态学萌芽阶段(19 世纪前)

这一阶段基本上与生态学理论发展阶段的“生态学知识积累时期”相对应。人类社会的早期，人们为了生存的需要，认识了动植物的生活习性，并应用于自身生产生活之中。早在 3200 年以前，我国古书《尔雅》中就记叙有多种动植物的生存环境及其用途，记载了乔木林用、草木药用等思想，实际上已牵涉到森林生态和草地生态之内容。在 2200 年前的春秋战国时代，合理利用森林的思想也多有记载，比如《孟子·梁惠王下》中说：“数罟不入洿池，鱼鳖不胜食也；斧斤以时如山林，林木不可胜用也”；《荀

子·王制篇》中说：“斩伐养长，不失其时，故山林不童，而百姓有余材也”，这些都涉及应用生态学的内容，并可认为是持续发展的萌芽。在猎捕动物方面同样有类似的描述，如《吕氏春秋》中说：“竭泽而渔，岂不得鱼，而明年无鱼；焚蔽而田，其不获得，而明年无兽。”说的是若光顾当年利益，破坏了动物的生存环境，则来年会无动物可猎。

中国古代在人口、人与土地和人与食物的关系上也体现了生态学思想。公元前 390 年后商鞅提出：在一个地区土地组成上，城镇道路应占 10%；主张农业人口与非农业人口的比例应为 100：1。公元前 238 年，荀子提出应减少工商人口。公元 170 年，崔氏提出人口合理布局的思想。这些都是城市生态与人口生态的思想萌芽。在国外，一些古老的城市，比如巴黎、伦敦等，17 世纪在设计上就特别注重古典学派思想的应用，把城市和广场构成美丽的图案，讲究轴承的应用，构图讲究整体效果等，这实际上是景观生态设计的早期工作。

这一时期由于生态学科本身没有形成，应用生态学也只是零散的一些思想而已，只能算是萌芽阶段，应用生态学的形成是要在生态学诞生后，并且理论上得到一定发展之后才可能实现。

2. 应用生态学形成阶段(1800~1910 年)

进入 19 世纪，各国农林牧渔等业都已比较发达，在生产中，生态学的思想已较为普遍。19 世纪末出版的《草业基础》就是最早的草地生态学专著；18 世纪到 19 世纪初，植物生态学从以植物区系为主要内容的植物地理学转变为以植被为主的植物地理学，注重群落的组成和结构，被叫做“生态植物地理学”，这时由于研究对象多为森林群落，实质上是森林生态学的内容，这一时期主要是 Humboldt 等人的工作。1822 年，丹麦学者 Schouw 提出了森林群落的命名方法，对群落生态学是一大促进(McIntosh 1985)。

这一时期人与自然的的关系受到了重视。在 18 世纪，人与自然的的关系问题得到了争论和发展。有的人认为人类与自然应该和谐相处，就像东方宗教所说的“天人合一”，而另一些人则认为人类有权利统治地球上的一切，有权征服和利用它们。后一思想得到了一些西方作家、画家、艺术家等人的赞赏。这一思想一直深刻的影响着人们的思想，直到 19 世纪中叶以后，人们才清醒地认识到保护自然的重要性。1864 年，Marsh 出版了《人和自然》一书，提出了保护自然、长期利用的观点。1870 年美国渔业协会成立，1872 年美国鱼类委员会成立，1875 年美国林业协会成立，1872 年美国建立了第一个国家公园——黄石公园(Yellow Stone)；1866 年美国成立了自然保护委员会；1878 年英国议会通过了保护 Epping 森林的法规等。这些都是为了保护自然界的森林、草地及野生动物而诞生的行业管理委员会和法规，可以说此时自然保护生态学和人类生态学已经形成。1917 年，美国生态学会设立了为生态学研究服务的自然保护委员会，1920 年美国国家研究署指定生物和农学部考虑设立自然保护区的问题，使自然保护提高到了新的高度。

1874 年英国成立了旨在保护历史纪念地自然风景区的“国家信托公司”，主要保护土地和古建筑。1898 年又率先成立了“皇家河流污染委员会”，保护自然河流，这已是

环境生态学形成的标志。这一时期，英美不少学者在 20 世纪初特别注意公园设计和城市规划，比如美国早期规划师 Olmsted(1822~1903)开创了美国城市规划和公园发展的新时代。在英国 Geddes 把植物学知识应用于城市规划，维持和发展了园林规划的传统。这里涉及了大量的景观规划生态学、旅游生态学等学科内容。1910 年地质学家 Shaler 出版了《人与地球》一书，清楚地表达了 20 世纪初生态学家的信念：人们生活在地球上，他们有权获得一份仅供自己使用的财富(资源)，但他们无权挥霍属于他们子孙的财富(资源)。这标志着蛮横利用自然时代的结束，可持续发展生态学思想的形成。

在这一阶段，大部分应用生态学分支学科已经形成，个别分支学科没有形成，但其思想已见雏形。

3. 应用生态学大发展阶段(1910 年至今)

20 世纪 20 年代开始，由于人口增长，工业发展，城市化速度加快，人类面临着许多新的问题和挑战，例如：人口问题、环境问题、资源问题、能源问题等，这些都涉及人类的存亡兴衰。上述问题的控制和解决，都要以应用生态学为基础，因而引起社会上对生态学的兴趣与关心。生态学研究不再限于生物学，而且渗透到地学、经济学及农、林、牧、渔、医药卫生、环境保护、城乡建设等各个部门，从而使应用生态学成为举世瞩目的多分支科学。

在这一阶段的早期，为了保护自然资源，各国资源调查工作迅速展开，英国成立了“植物调查委员会”、“皇家鸟类保护协会”等，对植被资源和鸟类资源进行大规模的调查研究。Tansley(1911)主编出版了《英伦三岛植被》，是植被资源生态学的经典之作。在美国，以 Clements 及其学生们为主的研究人员对北美植被进行大规模调查研究，Clements(1916)出版了《植物演替：植被发展分析》一书，对北美植被进行了较详细的记叙。著名动物生态学家 Shelford，在调查研究了大量的动物群落、动物资源基础上，出版了《温带美洲的动物群落》一书(1913)。英国著名学者 Elton，在调查基础上，于 1927 年出版《动物生态学》一书，记叙了大量动物资源。在 1943 年他又出版了鼠类资源专著《田鼠、家鼠和旅鼠》。20 世纪 30 年代以后，尤其是第二次世界大战以后，世界范围内的自然资源调查迅速展开，各国都进行了普查工作，同时结合自然保护运动的兴起，许多国家都设立了自然保护委员会，并开始建立自然保护区。

在第二次世界大战尚未结束的时候，英国生态学会就成立了自然保护专业委员会，该委员会在 1945 年提出建立一系列国家级自然保护区。1949 年，“英国皇家自然保护管理委员会”成立，著名生态学家 Tansley 任主席。1959 年经该委员会批准的自然保护区已达 84 个，保护区面积已达 5.4 万 hm^2 。1976 年，自然保护区已达 153 个，保护区面积 12.1 万 hm^2 。在美国，生态学会一直很关注自然保护区工作，并直接资助这项事业，Shelford 为此做了大量工作。1946 年，Shelford 组织成立了“生态学家联盟”，1950 年改名“自然保护组织”，同年发表的报告，列出了美国和加拿大自然保护区一览表，有约 600 个保护区。到 1978 年，受该委员会赞助的研究项目已达到 2000 余个。自然保护区数已增加到 700 余个，保护区面积达 1.2 亿 hm^2 ，是世界上保护区面积最大的地区。在英美等发达国家和联合国的推动下，20 世纪 50 年代以后，全球性自然保护运动迅速发展，各国政府都十分重视这一活动，相继在自己的国土上建立自然保护区。目

前,全世界已有自然保护区 6000 多个,保护区面积约 55 908.1 万 hm^2 ,自然保护运动的迅速发展是应用生态学大发展的一个重要标志。

20 世纪 30 年代以后,由于工业大发展,造成环境污染问题十分突出,国际上频频出现环境事故,世界上许多地区的大气环境、河流、水域受到不同程度的污染。农药的出现起初使农民的收益大增,但到 50~60 年代,杀虫剂带来的环境问题也显现出来。1962 年,美国学者 Carson 出版了《寂静的春天》一书,使人们清醒地认识到人类对环境的污染最终影响人类自己,向人类敲响了警钟。这促使不少学者进行环境生态研究,促使各国政府大力治理污染,改善环境。由此,60 年代,全球性环境运动迅速展开,环境生态学也成为一门重要的应用生态学分支学科。

美国生态学会早在 20 世纪 40 年代就成立了“应用委员会”,二战后他们就成立了核辐射后果委员会,开始了核辐射对环境和人类健康影响的研究。50 年代,应用生态学委员会就批评政府在政治层次上对环境问题极不重视。

20 世纪 60 年代后期起,国际上出现了关心人类环境的高潮,英国生态学会应用委员会提出了“有关被遗弃土地的报告”(1967)和“环境规划问题报告”(1975),自然保护组织还提出了“农业保护问题报告”(1977)等。此时,大众和传媒对应用生态学极为重视,认为生态学应加入“公众利益”和政治学成分,因为环境问题是国家安全的一个重要方面。1970 年,美国政府就成立了“环境保护局”,统一协调和管理生态系统及评价环境质量。1972 年联合国在斯德哥尔摩召开了有 114 个国家代表参加的“人类环境会议”。此后,许多国家都加强了环境问题的研究和治理,制定了不少有关环境问题的法规。在工业上提倡清洁生产工艺,到 80 年代初,发达国家的污染环境问題已基本得以解决。但对发展中国家来讲,环境问题至今仍未彻底解决,它与国家经济发展水平有密切关系。环境保护运动的兴起和发展也是应用生态学大发展的标志之一。

在 20 世纪 20~30 年代,人们对环境、生态、资源等问题的根源尚认识不清,并没有认识到人类本身是引起这些问题的根本因素,也没有看到生态环境研究对经济、社会的重大意义。虽然“人类生态学”一词当时已出现,但没有实质生态内容。1938 年,Alihan 出版了一本《社会生态学》著作,用了一些竞争原理研究社会问题。1940 年,美国生态学会发起了一个“人类生态学专题讨论”,1955 年美国生态学会成立了“人类生态学委员会”。1957 年该委员会召开了“人类生态学专题”讨论会,明确提出了“控制人口密度”、“用生态知识重新认识人类行为和文化问题”等思想,并对犹太-基督思想中的“生态破坏性”进行了批评。从 1960 年开始,生态学家更多的关注社会问题,而社会学家、经济学家也同时更关注生态、环境和资源问题,因此交叉性很强的应用生态学分支学科:人口生态学、经济生态学、文化生态学等相继出现并逐渐成熟,在社会发展中起到越来越大的作用,这也是应用生态学大发展的标志之一。

1972 年,一些英国生态学家回顾了世界经济增长和环境污染变化,发表了《生存的蓝图》研究报告,提出了“稳定社会”(stable society)的概念,认为目前社会的发展不会达到稳定社会的目标。同年,罗马俱乐部(Rome Club)发表了《增长的极限》(*Limits to Growth*)一书,认为应改变目前的增长趋势,并建立长远的持续生态上和经济上稳定的条件,使每个人有平等的机会实现他个人的潜力,这是现代社会应追求的。这里已初步显现持续发展的思想。1987 年,联合国环境与发展委员会(The World Commission on

Environment and Development)出版了《我们共同未来》(*Our Common Future*)一书,该书是由 Brundtland 夫人领导的联合国“环境与发展委员会”的一份报告,又称《Brundtland 报告》。该书中明确提出了“持续发展”的定义,标志着持续发展生态学的诞生和兴起。随后世界自然保护联盟(IUCN)、联合国环境规划署(UNEP)和世界自然基金会(WWF)于 1991 年发表了《关心地球:一项持续生存的战略》。1992 年联合国在巴西里约热内卢举行了“环境与发展大会”(UNCED),有 183 个国家代表团,70 多个国际组织的代表参加了会议,其中有 102 位国家元首或政府首脑亲自出席。大会发表了《21 世纪议程》(Agenda 21),提出了缓解环境伤害,走可持续发展道路的纲领、目标和措施。此后,可持续发展生态学研究迅速遍及全球各地,专著论文大幅增加,大部分国家政府均接受了“可持续发展”战略。可持续发展生态学现在仍处于研究高峰,也是应用生态学发展的重要标志。

自 20 世纪 70 年代后期起,人类又面临着许多新的环境和生态问题,比如全球变化导致气候变暖、海平面升高、生命带的北界大幅北移;工业气体排放导致大气臭氧层破坏;气候变化导致干旱、洪涝等灾害频繁发生;人类活动导致森林破坏、森林面积大幅减小,草地大面积退化,生物多样性减少,土地沙漠化扩展,沙尘暴屡屡出现,河流干涸,水资源告急等。这些问题的解决,都要以应用生态学为基础,因此,可以说,应用生态学现在仍在高速发展的阶段。

在应用生态学大发展阶段,不少国家的生态学会成立了应用生态学委员会,开展了应用生态研究。1964 年英国生态学会出版了《应用生态学杂志》(*Journal of Applied Ecology*)、1991 年美国生态学会出版《生态应用》(*Ecological Applications*)杂志、中国生态学会也出版了《应用生态学报》,另外,20 世纪 80~90 年代国际上还出版了各种应用生态学分支学科专门杂志,比如《城市生态》(*Urban Ecology*),《保护生物学》(*Conservation Biology*)、《恢复生态学》(*Restoration Ecology*)、《森林生态和管理》(*Forest Ecology and Management*)、《环境管理杂志》(*Journal of Environmental Management*)、《应用植被科学》(*Applied Vegetation Science*)、《生态工程》(*Ecological Engineering*)、《经济生态学》(*Economic Ecology*)等。现在每年有大量的应用生态学论文发表,应用生态学是目前生态学中最有生命力的研究领域,并且在未来生态学发展中占有主导地位。

第三节 应用生态学理论框架与研究方法

一、应用生态学理论框架

应用生态学的理论基础是生态学理论,主要包括个体生态学理论、种群生态学理论、群落生态学理论、生态系统生态学理论、景观生态学理论和数量生态学理论。应用生态学的研究对象主要是各类不同的生态系统,因此,其对生态学理论也有所偏重,其主要理论框架见图 1-2。

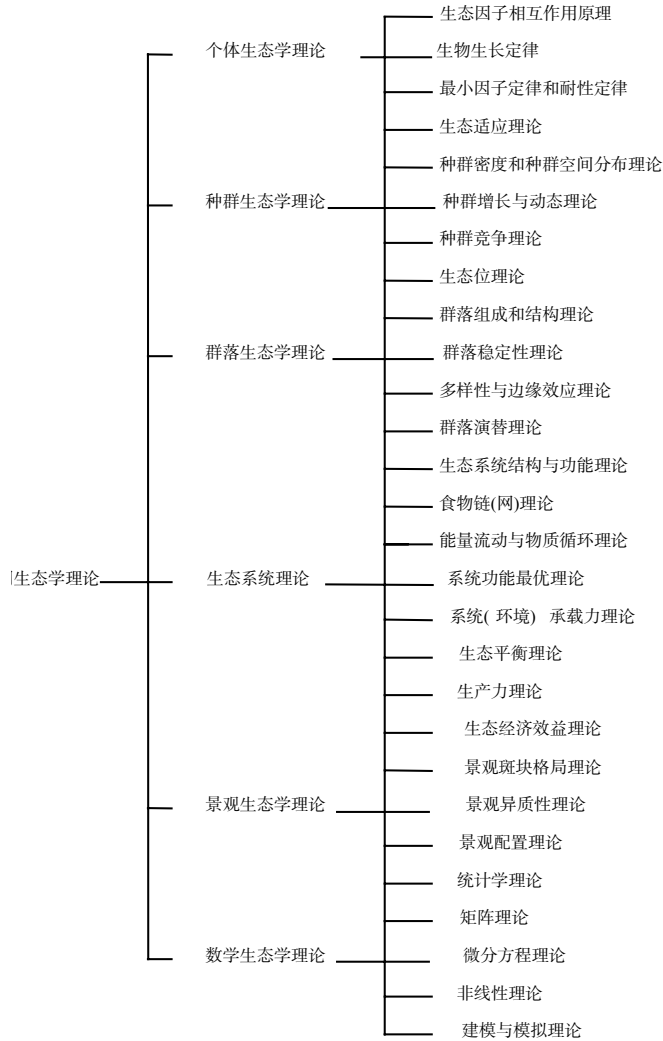


图 1-2 应用生态学的理论框架

二、应用生态学的研究方法

应用生态学理论包括了生态学领域的各个方面，因此，生态学研究方法都适合于应用生态学研究。应用生态学研究是以解决实际问题为主，所以，其研究方法以实验方法和调查统计分析为主，结合系统分析、综合归纳、动态模拟等，形成自己的研究方法体系。

1. 科学实验方法

这是应用生态学研究方法的主体之一。许多应用生态问题都要通过科学实验，搞清其机理，再相应提出措施，比如温度、湿度对林木生长的影响，水分对草地分布的影

响，污染对鱼类的危害，鸟类分布与食物的关系等问题，都必须通过实验来找出答案。

科学实验分室内实验和野外实验，有的则是两者的结合，依所研究的问题而定。实验时间有短期的，也有中期和长期实验，像英国英格兰农业实验站的草地培肥实验已进行了数十年。实验方法有多种设计方案，详细请参考生态学基础理论的书。

2. 调查分析方法

调查统计是生态学最主要的研究方法，也是应用生态学研究的主要方法之一。像濒危保护生物的种群动态、人口数量及分布、资源现存量的变化、采用清洁生产工艺的企业数量等问题的解决，首先是通过调查统计，获得第一手资料数据，再分析其规律，提出解决方案。

调查统计本身有许多种方法，比如不定期普查、抽样调查、定点调查、问卷调查、连续调查、新技术调查(遥感调查)等，根据研究对象和所要解决的实际问题而定。对于特定的应用生态学分支学科，其调查方法相对较为固定。

3. 系统分析方法

生态系统是由各种要素、各个子系统组成的相互联系的有机整体。因此研究必须从系统学的角度出发，把生态系统作为一个统一的整体进行研究。数理统计学和数学的发展，为系统分析提供了方便。比如草地生态系统中的能量流动规律、森林生态系统中所有种群的变化与群落动态关系、流域治理过程中各种生态关系的变化、农药在生态系统中的运行规律等问题需要借助系统分析方法才能较确切地得到回答。通过系统分析可以建立系统模型，对系统进行模拟和预测。

系统分析中应用最多的方法包括多元统计学、多元分析方法、动态方程、分维几何、模糊数学理论、综合评判方法、神经网络理论等。计算机科学的发展大大促进了系统分析方法的应用。

4. 历史资料分析法

有一些应用生态学问题涉及历史变迁，需要从历史资料分析中得到启示。比如，区域生态环境变迁及其影响因素、自然灾害的发展及变化趋势、人均资源量的变化与发展、可持续发展思想的形成等问题需要查阅大量的历史记载。历史资料包括文献资料、考古成果、孢粉分析资料、地层分析资料、年轮分析资料等。

第二章 生态学基础

第一节 生态系统的概念及其组成

一、生物圈与生态系统的概念

(一) 生物圈

“生物圈”最早是由奥地利地质学家休斯(Suess)于 1875 年提出的。20 世纪 20 年代前苏联生物地球化学家维尔纳茨基注意到地球表面的化学物质的迁移和富集受生物活动的影响很大,他把充满生物活动的地球外壳称为“生物圈”(biosphere)。所以,生物圈是地球的一部分,其中存在有水、空气和土壤等维持生命活动所必须物质的圈层。其范围上界从大气圈(atmosphere)对流层的顶部开始,包括岩石圈(lithosphere)上层到整个水圈(hydrosphere),大约是地平面以上约 23km 和海平面以下约 12km。而生物的主体集中分布在地表上下约 100m 厚的范围。

地球上明显的生命活动大约出现于 25 亿~30 亿年前。生物的生命活动决定了地球土壤、水及大气圈的组成。光合生物,特别是绿色植物的发展,促进了大气圈成分的不断演化,逐渐形成了今天的大气圈。据估计,地球上的生物总量约有 10^{12} ~ 10^{13} t,在大约 30 亿年的时期内,产生的生物总量约为地球地壳无机物总量的 2 倍。所有这些物质都参与地球的生物地质化学大循环,对生物圈的组成以及发展起着重要的影响。

(二) 生态系统

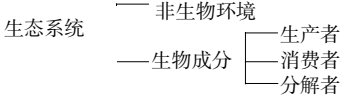
1935 年英国植物学家 Tansley 在前人工作的基础上,提出了生态系统(ecosystem)的概念,认为:“生态系统的基本概念是物理学上使用的‘系统’整体,这个系统不仅包括有机复合体,而且也包括形成环境的整个物理因子复合体”,并强调有机体与环境之间,各种有机体之间及各环境组成要素之间的相互联系。生态系统是自然界的一种基本功能单位,它所具有的复杂的、纵横交错的网络式结构,只有在科学发展到一定高度的近代,才有可能对其进行深入研究,并使生态学及有关问题得到更快发展。

生物从环境中获取生活所需的物质和能量,并在生命活动过程中向周围环境排放某些物质和能量。不同的生物之间通过多种关系,如食物链(food chain)关系,相互联系在一起。环境中的各种要素也相互影响,相互制约。所以,生态系统可以理解为一定地域(空间)内,自下而上的所有生物和环境相互作用,具有能量转化、物质循环和信息传递的统一体。

由此可以认为，生态系统是具有一定结构、一定边界的，但这个边界常常又是人们根据一定的条件和需要划定的。例如，一个池塘是一个生态系统。而在更大的范围内，包括池塘、农田、林地等在内的一个特定地区也可以视为一个生态系统。生态系统可以包含不同范围、不同层次，或者说只要是生物群体与其所处的环境组成的统一体，都可以视为一个生态系统。在地球上，大气圈、水圈、土壤岩石圈相互作用形成适合于生物自下而上的环境，由这个环境以及活动于其中的生物组成的生物圈，是地球上最大的生态系统。

二、生态系统的组分和结构

虽然不同的生态系统之间有很大的差别，但其基本组成都包括两部分：生物有机群和非生物环境，即：



生态系统各组分间的关系如图 2-1 所示。

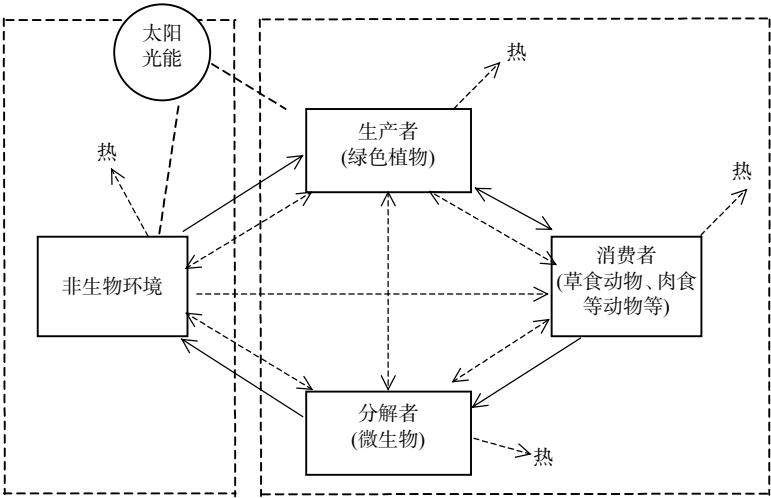


图 2-1 生态系统各组分间的关系

(一) 非生物环境

生态系统中所有发生的过程均受到自然环境的影响。例如太阳为生态系统提供能量，气候、地形、土壤、水分、温度等也以各自的方式影响着生物。非生物成分指太阳能和生态系统中所有不属于生物体的无机部分，包括水、空气(如氧气和二氧化碳)、矿物质(如铁和硫)、化合物(如酸及各式各样的复杂化学物质)，它们是生物赖以生存的物质和能量的源泉，并共同组成大气、水和土壤环境，成为生物活动的场所。

化学物质对于生命有机体的重要性随类型、地点、化合物的形式而变。一些物质要比另一些对于生命有机体的作用更为重要。有时某些化学物质数百万年深深埋藏于地壳之中，生命有机体无法与之接触。另一些虽然能够接触，但由于它们的物理或化学形式的缘故，生命有机体仍然难以利用。氮及其化合物在这方面提供了一个很好的例证。所有的生命有机体需要氮来制造蛋白质。氮元素在空气中占 80%，但是植物和动物一般不能直接利用气态氮。例如绝大多数植物只能吸收化合物(如硝酸盐)形式的氮作为自身的养料，因而有时须以化肥的形式向植物供氮。化学物质在一个生态系统中的种类和丰度还调节着系统中植物和动物的生命活动，甚至决定着动植物中某些种类在系统中能否生存。

生态系统中，生物也通过多种途径影响和控制非生物环境。如由于动物(如珊瑚虫等)和植物的活动，在海洋中建造起珊瑚岛。植物的呼吸作用向大气释放氧气，吸收 CO₂ 与水，使大气中氧的含量增加，在地球生物进化中使高等生物进化和生存成为可能。海洋生物的活动在很大程度上影响着海洋及其底“泥”的化学组成。生态系统中生物要素与非生物环境要素相互制约、相互促进的过程中，表现的非生物环境对生物变化的影响和生物的生命活动对非生物环境的影响，通过一定的反馈机制的调控构成自然生态系统进化发展的基本动力。

(二) 生物成分

1. 生物的基本组成

(1) 生产者(producer): 指能直接利用太阳光能制造有机物质的自养(autotrophic)生物。主要是绿色植物，以及少数能自营生活的菌类。它们可以利用环境中的无机物合成为有机物质。绿色植物利用太阳能并将其转变为化学能，固定于有机物质中。化能合成细菌不能利用太阳能，而是通过氧化无机化合物获取能量，把二氧化碳和水合成为有机物质。生产者是生态系统的基础。

(2) 消费者(consumer): 直接或者间接利用生产者制造的有机物质作为食物的异养(heterotrophic)生物。主要包括各种动物，如草食动物、肉食动物和寄生动物等，此外，还包括一些寄生菌类。

草食动物，直接利用绿色植物所制造的有机物质，如牛、羊及直接以植物茎、叶、种子等为食物来源的昆虫等，又称为初级消费者(primary consumer)。肉食动物，是以其他动物为其食物来源者，有的以草食动物为食，有的以其他的肉食动物为食，大者如虎、狼，小者如螳螂等，又被称为次级消费者(second consumer)。既食植物，又食动物的称为杂食动物，如熊、麻雀等。此外，还有寄生于其他动物或植物体上，靠吸取寄主体的营养为生的动物，称为寄生动物，如赤眼蜂、虱子等。

(3) 分解者(decomposer): 主要是指微生物，也包括部分以有机残屑为食的动物和腐食动物。它们以动、植物残体和排泄物质为食物，经它们的活动把复杂的有机物质分解为简单的无机物，所以又称为还原者。经它们分解的无机物又可供生产者再次利用。它们的存在使各种有机物残体和排泄物不能大量积存，使物质再次进入新的循环过程，是

生态系统保持不断发展的生命力。

2. 生物种群特征

(1) 种群概念及特征

生态系统中生物成分不论是生产者还是消费者和分解者，都包含了许多生物种类，生物种类各自又形成了自己的种群(population)。种群是指一个生态系统或一定区域内同一种生物的个体总和。例如油松林生态系统中的油松种群、四川卧龙自然保护区的大熊猫种群、山西省的人口种群等。一个种群比生物个体对自然界有更大的适应能力，它们可以有效地抵御不良环境条件、共同对付天敌、共同寻觅食物等。种群具有密度、多度、频度、分布格局、年龄结构、性比、盖度、优势度等生物个体所不具备的特征。

密度(density)是指单位面积或单位空间中种群的个体数。而多度(abundance)指一个生态系统中的种群个体总数。密度和多度有关系，都是反映个体数量的特征。频度(frequency)是反映种群个体在生态系统中分布均匀程度的指标，其与种群分布格局有密切关系。种群分布格局一般有三种类型：随机分布(random distribution)、均匀分布(regular distribution)、集群分布(clumped distribution)(图 2-2)。随机分布是个体出现在系统中的任何位置的概率是相等的；均匀分布是指个体间的距离是一致的分布；集群分布是个体成群分布。自然界中集群分布最为常见，随机分布也有，均匀分布一般只见于人工生态系统，比如农田、果园、人工林等。另外，还有一种动态分布叫扩散分布，见于动物种群，比如由卵块孵化的昆虫幼虫以卵块为中心向四周扩散的分布形式。

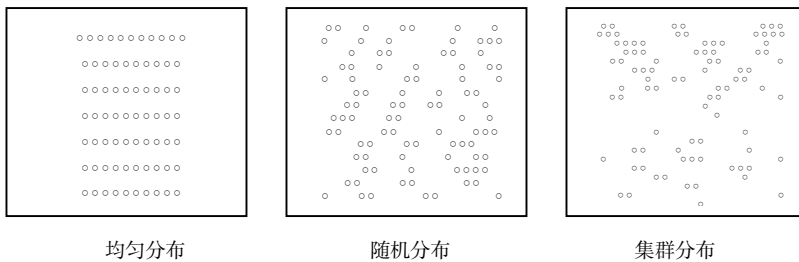


图 2-2 种群分布的三种类型

种群的年龄结构(age structure)是指不同年龄的个体在种群内的比例或配置情况，它反映种群的动态增长潜力。如果按年龄级(比如，0~4岁，5~9岁，10~14岁等)统计各年龄组个体数占总数的百分比，并从幼龄到老龄作图，就得到年龄金字塔(age pyramid)(图 2-3)。根据生育年龄和其他各年龄级个体的多少可将年龄结构区分为三种类型：增长型、稳定型和衰退型(图 2-3)。增长型结构表示种群中有大量幼体和极少数的老年个体，其出生率大于死亡率，是一个迅速增长的种群；稳定型表示种群出生率与死亡率大致相平衡，种群稳定；衰退型则显示种群中幼体比例减少而老年个体比例增大，种群个体数量趋于下降。研究种群的年龄结构，对于了解种群的密度、预测未来发展趋势和采取相应管理措施具有重要的意义。

性比(sex ratio)是指种群中雄性个体数与雌性个体数的比例。不同的龄级, 性比差别很大, 性比对种群配偶关系及繁殖潜力有很大影响, 从而影响种群的动态。

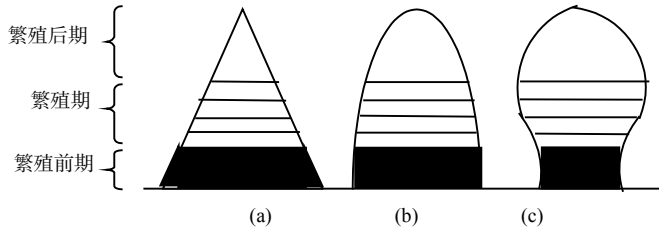


图 2-3 种群年龄结构的类型

种群的盖度(coverage)是指生产者种群覆盖生态系统的百分数, 它反映了种群的作用大小。优势度(dominance)是指一个种群占优势的程度, 同样反映种群在生态系统中的作用和地位。

(2) 种群增长与种群动态

种群增长是指随时间变化种群个体数目增加的情况, 体现着种群的动态特征。

1) 影响种群增长的因素。影响种群增长的因素来自两个方面: 种群繁殖和迁移。繁殖(reproduction)能否使种群个体数量增加, 取决于种群出生率与死亡率之间的对比关系。种群出生率的大小, 决定于种群生物学特性和种群中具繁殖力的个体的数量, 也决定于环境条件。种群死亡率则决定于食物的丰富程度、疾病、天敌捕杀和种群竞争等。当出生率大于死亡率时, 种群个体数目增加, 反之则减少。迁移(migration)则是种群个体从外部迁入某一生存空间或从内部迁出现象, 同样取决于该空间环境条件给予种群个体生存与发展的机会。迁入与迁出对种群的影响与出生和死亡对种群的关系类似。

2) 种群增长规律。种群生物潜力(biotic potential)是指物种的最大可能增长率, 是物种在不受环境限制的理想情况下的增长率。这一增长率随物种而异, 但对于特定的物种应是一个常数。为了说明种群在自然界的生长, 让我们先从比较简单的情况谈起。

① 指数增长与 J 形曲线。如果系统中食物和空间充足, 并无天敌与疾病和个体的迁入与迁出等因素存在的条件下, 一个个体数目为 N 的单独种群将按其生物潜力所赋予的恒定瞬时增长率连续地增殖, 即世代重叠时, 该种群表现为指数式增长, 用方程式表示为:

$$dN/dt = rN$$

其积分式为:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

式中: r 为种群内禀瞬时的增长率, t 为时间, N_0 为起始时种群的总个体数, N_t 为经时间 t 后种群的总个体数。若用图表示, 则呈现出一条个体数目不断增加的“J”形曲线(图 2-4)。

指数增长是无界的, 种群如果按此方式增长, 那么一个细菌经过 36h, 完成 108 个

世代后，将繁殖出 2^{107} 个细菌。

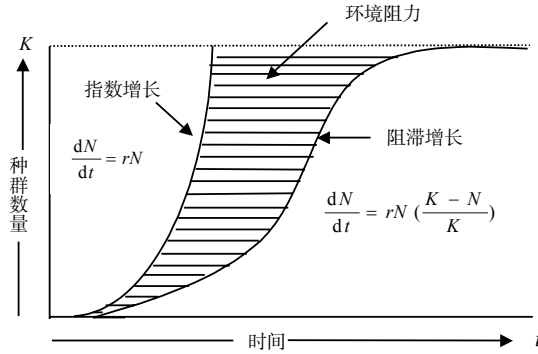


图 2-4 种群增长型

② Logistic 增长与 S 形曲线

实际上，上述按生物内在增长能力即生物潜力呈指数方式的增长在自然界不可能完全实现。这是因为环境中许多限制生物生长的生物与非生物因素，如食物和空间不足、疾病流行、天敌捕猎、种内和种间竞争、空间有限和气候条件不良等，必然影响到种群的出生率和存活数目，从而降低种群的实际增长率，使个体数目不可能无限制地增长下去。

通常是当种群侵入到一个新地区后，开始时增长较快，随后逐渐变慢，最后稳定在一定水平上，或者在这一水平上波动。此时个体数目接近或达到环境所能支持的最大容量或环境的最大负荷量 K 。在这种有限制的环境条件下，种群的增长可用 Logistic 增长方程表示：

$$dN/dt = rN(1 - N/K)$$

其积分式为：

$$N_t = K / (1 + e^{-at})$$

式中： K 为种群环境容纳量， a 为与种群起始数目 N_0 有关的参数，其余同前。这里 N/K 代表着那些阻碍种群不断增长的不利环境因素，统称为环境阻力 (environmental resistance)，它随种群个体数目的增加而加大。在此种情况下，种群增长曲线呈“S”形 (图 2-4)。一般认为这种曲线更接近于自然界种群增长的动态实际。

3) 种群生命表

生命表 (life table) 是记录种群任一龄级生命过程中的个体数目变化及各龄级个体数比例的表格，它是统计种群死亡过程的工具，在人口统计学、动物生态学中有广泛的应用。表 2-1 就是生命表的一个例子。

表中 x 为年龄级； n_x 为 x 期开始时的存活数； l_x 为 x 期开始时的存活率； d_x 为从 x 到 $x+1$ 的死亡数； q_x 为从 x 到 $x+1$ 的死亡率； e_x 为 x 期开始时的生命期望或平均余年。

$$L_x = n_x / n_0, \quad d_x = n_x - n_{x+1}, \quad q_x = d_x / n_x, \quad e_x = T_x / n_x。$$

T_x 和 L_x 栏一般可不列入表中。 L_x 是从 x 到 $x+1$ 期的平均存活数，即

$L_x=(n_x+n_{x+1})/2$ 。 T_x 则是进入 x 龄期的全部个体在进入 x 期以后的存活个体总年数，即 $T_x=\sum L_x$ 。 例如， $T_0=L_0+L_1+L_2+L_3+\dots$ ， $T_1=L_1+L_2+L_3+\dots$ 。

表 2-1 藤壶的生命表

年龄(x)	存活数(n_x)	存活率(l_x)	死亡数(d_x)	死亡率(q_x)	L_x	T_x	生命期望(e_x)
0	142.0	1.000	80.0	0.563	102	224	1.58
1	62.0	0.437	28.0	0.452	48	122	1.97
2	34.0	0.239	14.0	0.412	27	74	2.18
3	20.0	0.141	4.5	0.225	17.75	47	2.35
4	15.5	0.109	4.5	0.290	13.25	29.25	1.89
5	11.0	0.077	4.5	0.409	8.75	16	1.45
6	6.5	0.046	4.5	0.692	4.25	7.25	1.12
7	2.0	0.014	0	0.000	2	3	1.50
8	2.0	0.014	2.0	1.000	1	1	0.50
9	0	0	---	---	0	0	---

Krebs 1978

4) 存活曲线

根据生命表中的信息，就可以绘出种群的存活曲线或死亡曲线。不同种群的个体，寿命长短各有差异，在各年龄段上的存活率也不同，一般有三类不同形式的存活曲线(survivorship curve)。这些曲线直观地表现出种群中个体的存活过程(图 2-5)。

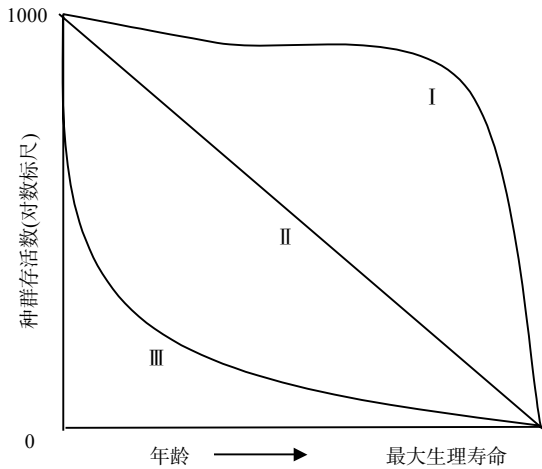


图 2-5 种群存活曲线的三种基本类型

I 型：曲线凸型，表示在接近生理寿命前种群内只有少数个体死亡，例如大型兽类和人的存活曲线。

II 型：曲线对角线型，种群个体各年龄段死亡率相等，如许多鸟类接近于此型。

III 型：曲线凹型，幼年期死亡率很高，随后死亡率降低。

5) 种群调节的反馈控制机制

自然界中存在两种基本的环境阻力：密度制约和非密度制约因素。

密度制约因素(density-dependent factor)是指那些随种群个体数目增长而逐渐加大其负面影响力度的环境，包括觅食难易度、生境适宜度、病虫害及天敌等。这类因素制约种群增长的机制，在于它们影响个体能否存活及繁殖新个体的水平。例如，高的种群密度会吸引更多的捕食者，更易传播疾病和造成食物缺乏。这些反过来又影响到种群每一个体的存活和每一雌体的平均生育水平。

非密度制约因素(density-independent factor)是指那些与种群个体数目无关，在任何时候都对种群施加同样负面影响的环境因素。恶劣的气候和天气条件无论何时何地均要干扰种群的增长；化学污染物也同样如此。

一般地，密度制约因素似乎更能更有效地控制种群数量。随着种群密度的不断增长，密度制约因素施加的调节压力越来越大，种群增长趋于缓慢，直至种群数量逐渐稳定在 K 值附近。这时的种群个体数目，称为(该种群在该环境条件下的)环境容纳量(environmental carrying capacity)(图 2-6)。它是生物潜力与环境阻力在理论上的平衡点。同样，当种群密度减小到低于环境容纳量时，生存条件又变得比较充裕，个体数目又趋于增长，从而使种群大小和密度被控制在一定水平上。由此可见，种群也是一个控制系统，即通过环境阻力的负反馈机制(negative feedback mechanism)使促进种群潜在增长力发展的正反馈受到限制而实现自我调节，将种群数量维持在某种平衡状态。

3. 生物群落及其特征

生态系统中的所有生物种群相互依存，相互作用，形成一个有机的整体，称为生物群落(community)。由生态系统中所有植物所组成的群落，称之为植物群落(plant community)，动物所组成的群落叫动物群落(animal community)，微生物组成的叫微生物群落(microbiological community)。

(1) 生物群落的组成和结构

1) 群落的种类组成

生物群落中所含的生物种类叫做种类组成 floristic composition)，它是群落最基本的特征，种类组成在植物群落学研究中用得最多，调查方法也比较成熟，对动物群落和微生物群落的研究现在也逐步重视这一特征。在植物群落学中，理论上讲种类组成应含有一切植物，不管它们是低等的还是高等的，也不管它们在群落中的数量多少，以及占据空间大小，凡是群落内的所有植物，都是该群落的组成者。但在实际研究中，种类组成仅指该群落中的高等植物或维管植物等。调查一个群落的种类组成，一般用群落最小面积(minimal community area)确定样方的大小，群落最小面积是指群落中大多数种类都能够出现的最小样方面积，一般用种类-面积曲线(species-area curve)确定。

群落中的物种很多，它们的功能和地位是不同的。对群落有建设性作用的物种叫做建群种(constructive species)，它是群落主要层的优势种(dominant species)。优势种是指群落每一层中占优势的种类，群落中有的层中只有一个优势种，有的层有两个或三个优势种，称为共优种(common dominant species)。

2) 群落的结构

群落的结构研究主要集中于植物群落中，因为动物群落和微生物群落的结构取决于植物群落。在植物群落中，生活型与结构有密切关系。

① 生活型(life form)

生活型是生物对外界环境适应的外部表现形式，同一生活型的生物，不但体态相似，而且在适应特点上也是相似的。植物生活型的研究工作较多，最著名的是丹麦生态学家 Raunkiaer 生活型系统，他选择休眠芽在不良季节的着生位置作为划分生活型的标准，其既反映了植物对环境(主要是气候)的适应特点，又简单明确，这一标准，把陆生植物划分为五类生活型(图 2-6)。

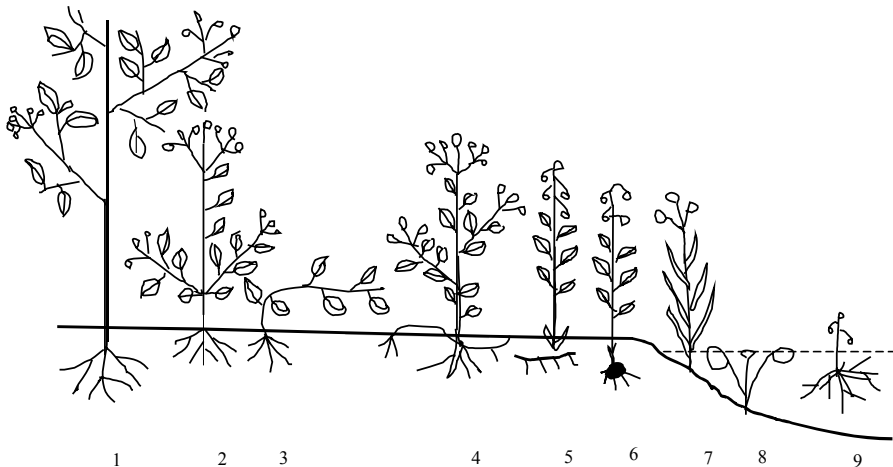


图 2-6 Raunkiaer 生活型图解

1. 高位芽植物；2~3. 地上芽植物；4. 地面芽植物；5~9. 地下芽植物。
图中黑色部分为多年生，非黑色部分当年枯死。(引自 Raunkiaer 1934)

高位芽植物(phanerophyte): 严酷环境来临时，休眠芽位于距地面 25cm 以上。又依高度分为四个亚类，即大高位芽植物(高度>30m)，中高位芽植物(8~30m)，小高位芽植物(2~8m)与矮高位芽植物(0.25~2m)。

地上芽植物(chamaephyte): 严酷环境来临时，更新芽位于土壤表面之上、25cm 之下，多为半灌木或草本植物。

地面芽植物(hemicryptophyte): 又称浅地下芽植物或半隐芽植物，严酷环境来临时，更新芽位于近地面土层内，受枯叶和土壤保护，冬季地上部分全枯死，即为多年生草本植物。

隐芽植物(cryptophyte): 严酷环境来临时，更新芽位于地下较深土层中或水中，多为鳞茎类、块茎类和根茎类多年生草本植物或水生植物。

一年生植物(therophyte): 严酷环境来临时，已完成生命周期，以种子越冬。

② 群落的垂直结构

群落的垂直结构(vertical structure)主要指群落分层现象。陆地群落的分层,与光的利用有关。森林群落的林冠层吸收了大部分光辐射,往下光照强度渐减,并依次发展为林冠层、灌木层、草木层和地被层等层次。

群落的成层性包括地上成层与地下成层,层(layer)的分化主要决定于植物的生活型,因生活型决定了该种处于地面以上不同的高度和地面以下不同的深度;换句话说,陆生群落的成层结构是不同高度的植物或不同生活型的植物在空间上垂直排列的结果,水生群落则在水面以下不同深度分层排列。一般讲,温带夏绿阔叶林的地上成层现象(stratification)最为明显,寒温带针叶林的成层结构简单,而热带森林的成层结构最为复杂。在层次划分时,将不同高度的乔木幼苗划入实际所逗留的层中。其他生活型的植物也是如此。另外,生活在乔木不同部位的地衣、藻类、藤本及攀缘植物等层间植物(interstratum plant)通常也归入相应的层中。

植物群落的地下成层性是由不同植物的根系在土壤中达到的深度不同而形成的。最大的根系生物量集中在表层,土层越深,根量越少。根系成层可以充分利用土壤中的养分和水分。

成层结构是自然选择的结果,它显著提高了植物利用环境资源的能力,如在发育成熟的森林中,上层乔木可以充分利用阳光,而林冠下为那些能有效地利用弱光的下木所占据。穿过乔木层的光,有时仅占到达树冠的全光照的十分之一,但林下灌木层却能利用这些微弱的、光谱组成已被改变了的光。在灌木层下的草本层能够利用更微弱的光,草本层往下还有更耐荫的苔藓层。

生物群落中动物的分层现象也很普遍。动物之所以有分层现象,主要与食物有关,因为群落的不同层次提供不同食物;其次还与不同层次的微气候条件有关。如在欧亚大陆北方针叶林区,在地被层和草本层中,栖息着两栖类、爬行类、鸟类(丘鹑、榛鸡)、兽类(黄鼬)和各种鼠形啮齿类;在森林的灌木层和幼树层中,栖息着莺、苇莺和花鼠等;在森林的中层栖息着山雀、啄木鸟、松鼠和貂等;而在树冠层则栖息着柳莺、交嘴和戴菊等。应指出,许多动物可同时利用几个不同层次,但总有一个最喜好的层次。

水域中,某些水生动物也有分层现象。比如湖泊和海洋的浮游动物即表现出明显的垂直分层现象。影响浮游动物垂直分布的原因主要决定于阳光、温度、食物和含氧量等。

③ 群落的水平结构

群落的水平结构(horizontal structure)是指群落的水平配置状况或水平格局,重点是群落的镶嵌性与复合体。

镶嵌性(mosaic):种群或种群组合在二维空间中的不均匀配置,使群落在外形上表现为斑块相间,我们称之为镶嵌性,具有这种特征的植物群落叫做镶嵌群落(mosaic community)。每一个斑块就是一个小群落,它们彼此组合,形成了群落的镶嵌性。群落内部环境因子的不均匀性,例如小地形和微地形的变化,土壤温度和盐渍化程度的差异及人与动物的影响,是群落形成镶嵌性的主要原因。内蒙古草原上锦鸡儿(*Caragana*)灌丛草原是镶嵌群落的典型例子。在这些群落中往往形成 1~5m 左右呈圆形或半圆形的锦鸡儿丘阜。这些锦鸡儿小群落具有重要的生态意义和生产意义。它们可以聚积细

土、枯枝落叶和雪，因而使其内部具有较好的水分和养分条件，形成一个局部优越的小环境。小群落内部的植物较周围环境中返青早，生长发育好，有时还可以遇到一系列越带分布的植物，例如在灌丛化荒漠草原中，有典型草原的成分。自然界中群落的镶嵌性是普遍的和绝对的，而均匀性是相对的。

(2) 生态位和物种多样性

1) 生态位

在生态学中最早使用生态位(niche)一词的是 Grinnel(1917)，他把生态位定义为种的最后分布单位(ultimate distributional unit)，强调生态位的空间概念。1927年，Elton把生态位确定为种在其群落中的功能作用和地位(functional role and position)强调一个种与其他种的营养关系。Hutchinson(1957)利用数学上的点集理论，把生态位看成是一个种自下而上条件的总和。Odum(1959)则认为生态位是一个种在其群落和生态系统中的地位和状况，而这种地位和状况决定于该生物的形态适应、生理反应和特有的行为。1973年，Pianka提出一个生物单位的生态位(包括个体、种群或物种生态位)，就是该生物单位适应性的总和。生物环境(小生境)与生物生态位之间的差异仅仅在于：在生物生态位的概念中，包括生物开拓和利用其环境的能力，也包括生物与环境相互作用的各种方式。目前，生态位的概念已同种间竞争密切联系在一起，而且越来越同资源的利用联系在一起。

在生态位研究中，有两个重要指标，一是生态位宽度，二是生态重叠。生态位的宽度或广度(niche breadth)是指一个种群(或其他生物单位)所利用的各种不同资源的总和。在可利用资源量较少的情况下，生态位宽度一般应该增加，以使种群得到足够的资源。在可利用资源量丰富的环境中，可导致选择性利用资源(选择采食等)，使得生态位宽度变窄。一个种的生态位越宽，该物种的特化程度就越小，也就是说它更倾向于是一个泛化种；相反，一个种的生态位越窄，该物种的特化程度就越强，即它更倾向于是一个特化种。泛化种，生态位宽，具有较强的竞争能力，尤其是在可利用资源量非常有限的情况下，更是如此；而特化种生态位窄，在资源竞争中处于劣势。

当两个物种利用同一资源或共同占有某一资源因素(食物、营养成分、空间等)时，就会出现生态位重叠现象(niche overlap)。在这种情况下，就会被两个生态位所共占，假如两个物种具有完全一样的生态位，就叫完全重叠(complete overlap)。但多数情况下，生态位之间只会发生部分重叠，即一部分资源是被共同利用的，而其他部分则分别被各自所占据。

2) 物种多样性

物种多样性(species diversity)是生物多样性的一类。生物多样性(biodiversity)是地球上所有生命的总和，是40亿年来生物进化的最终结果，它是多样化的生命实体群的特征。生物多样性一般分四类：遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性。

遗传多样性(genetic diversity)是指种类基因的多样化，包括种类显著不同的种群间和同一种群内的遗传变异。物种多样性是指物种水平上的生物多样性，它是用一定空间范围物种的数量和分布特征来衡量的。生态系统多样性(ecosystem diversity)是指生物圈