

植物种群生态学导论

Jonathan W. Silvertown 著

祝 宁 王义弘 陈文斌 译

石 绍 业 校



东北林业大学出版社

植物种群生态学导论

Jonathan W. Silvertown 著

祝 宁 王义弘 陈文斌 译

石绍业 校

东北林业大学出版社

Introduction to
plant population ecology

Jonathan W Silvertown
Longman London and New York, 1982

植物种群生态学导论

祝 宁 王义弘 陈文斌 译
石绍业 校

东北林业大学出版社出版

(哈尔滨市和兴路8号)

黑龙江省新华书店发行 东北林业大学印刷厂印刷

开本 787×1092 毫米 1/32 印张 10.375 字数 214 千字

1987年12月 第1版 1987年12月 第1次印刷

印数 1—3,000 册

统一书号 16447·009 定价 2.50 元

ISBN 7-81008-024-5/S·7

译文序言

当前，世界上正在兴起科学技术革命，它迫使生态学必须进行理论和方法的更新，来迎接社会生产和环境危机的挑战，在研究植被的植物生态学领域里，产生的一个重大反应，就是在80年代植物种群生态学的兴起。

植物种群生态学的研究源远流长，从人类开始把自然界的某些植物种纳入社会生产之后，为了获得最大的经济效益及最佳的持续利用方式，人们一直都在深切关心着特定空间里的植物种群生活史中的数量动态过程、植物种群世代延续中的遗传变化过程；不断地探索种群本身的量和质的动态发展过程规律；了解自然界地理环境和其它生物种群对植物种群动态变化的影响方式和效应；企图从中发现人类社会的活动如何对种群动态过程、对植物种群与环境的关系施加影响，使种群过程向有利于人类利益、有益于种群发展的方向前进。

但是，植物种群生态学形成一门成熟的学科，却仅只近二十年的事情。J. L. Harper(1977)的“植物种群生物学”的出版，是植物生态学历史划时代的标志，为植物种群生态学的理论和方法奠定了坚实基础。继后，又相继出现的几本重要著作O. T. Solbrig (1980)的“植物种群生命统计与进化” M. Mortimer等 (1981)的“种群生态学”等，包括 J. W. Silvertown(1982)的“植物种群生态学导论”则是这门新兴学科的不断发展和普及。为了把这门新兴学科介绍

给我国的学术界和应用部门，阳含熙教授和我都曾做过一些努力，虽起了一些作用但不够大。东北林业大学祝宁、王义弘、陈文彬及时地把 J. W. Silvertown 的“植物种群生态学导论”一书翻译出版，相信定可产生更为广泛和积极的影响。

“植物种群生态学导论”一书，比较全面地，深入浅出地概括了这门学科中关于种群数量动态的基本理论、方法和新的进展，结构紧凑，安排合理。序言首先明晰地交待了一些研究种群数量动态的基本概念和方法，接着介绍了植物种群生命表，以及各种植物生活型的单种种群数量统计、繁殖生态、种群调节、营养增殖与居群增长，然后探讨种群间的相互作用、种间共存和生态位分离。通过上述八章，全书给读者提供了扎实的基础知识，正确的思想引导、深入研究的入门，会受到众多的生态学工作者及有关的实际工作者欢迎，从而促进我国植物种群生态学的发展。

复旦大学生物系 教授

周纪伦

1986.12月

译者的话

植物种群生态学真正成为一门成熟的学科只是近二十年的事情。植物种群作为连接个体和生态系统的一个重要环节，近年来越来越为我国生态学工作者所重视。

1984年10月高教部委托复旦大学生物系在浙江省富阳县举办的植物种群生态学研讨班纪要中提出，为推动我国植物种群生态学的发展应编写和翻译一些有关植物种群生态学的书籍。我们翻译这本书就是为完成纪要提出的任务做一点贡献。

在翻译过程中复旦大学生物系周纪伦教授、东北林业大学林学系陈大珂教授给我们很多鼓励，周先生还为本书写了序言。四川林业学校江洪同志为本书的出版做了不少工作，我们表示感谢。由于我们水平所限，译文不当之处，请读者批评指正。

译者

1986年12月

作者致谢

象大部分书籍那样，封面上的署名仅属于对最终产物负责的人，但我还是要感谢 Eva, Alfred, Adrian 和 那些在本书准备中无论出现什么情况都以他们坚韧不拔的精神使任务较为顺利完成的朋友们。

一些同事和朋友阅读了部分手稿，并指出了错误。尽管我没有接受所有有益的意见，但我还是十分感谢 John Barham, Steve Bostock, Brian Charlesworth, Deborah Charlesworth, Richard Croucher, Alastair Ewing, Mike Fenner, John Harper, Dave Kelly, Steve Newman, Pat Murphy, Steve Prince, Deborah Rabinowitz, Irene Ridge 和 Francis Wilkin。

Beverley Simon 以她熟练的技巧和热情为手稿打字 和 NiKi Koenig 以丰富的想象力，并十分精细地绘制了植物图。开放大学图书馆的工作人员积极地查寻了许多难得的参考书，并为我提供了很好的有关论文。我同时还要感谢 Dennis Baker 和郎曼出版社的工作人员对本书出版给予的指导。

Jonathan W. Silvertown

开放大学

本书奉献给反对种族歧视的全体学生！

〔祝 宁 译〕

目 录

译文序言	(I)
译者的话	(III)
作者致谢	(IV)
1. 引 言	(1)
为什么要研究植物种群?	(1)
植物的种群统计	(3)
种群动态和通过自然选择的进化	(5)
种群增长模型	(7)
小结	(17)
2. 生命表及其某些成分	(19)
生命表与生育力表	(19)
年龄与阶段	(23)
休眠芽, 奥斯卡综合症和地下的生命	(26)
种子传播	(29)
来自埋藏种子的补充更新	(31)
埋藏种子的命运	(36)
种子休眠	(41)
安全岛	(46)
小 结	(50)
3. 某些植物种群的种群统计	(52)
一次结实草本植物的种群统计	(55)
多次结实的多年生草本植物的种群统计	(60)
三种毛茛属植物的比较研究	(69)
灌木的种群统计	(74)
乔木的种群统计	(81)

小 结	(93)
4. 生殖生态学	(95)
生殖与生长	(95)
生殖与死亡的时间	(98)
生殖分配	(106)
生殖值	(111)
种子大小、种球大小和收获量的大小	(118)
生殖、传播和留存的方式	(134)
小 结	(140)
5. 植物种群的调节	(141)
种群调节与密度制约	(141)
自然稀疏与 $-3/2$ 幂定律	(150)
自然稀疏的机制	(158)
种群密度与植物产量	(163)
小 结	(168)
6. 营养繁殖和无性系的生长	(170)
无性系种群的调节	(170)
无性系种群的定居和留存	(180)
无性系种群的空间组织	(184)
小 结	(188)
7. 混生群中的相互影响	(189)
干扰和竞争	(189)
累加试验	(190)
地下干扰	(194)
取代试验	(196)
有天生的失败者吗?	(200)
干扰和共存	(204)
多物种的干扰和扩散竞争	(210)

小 结.....	(212)
8. 共存和生态位分离	(214)
有限资源、生态位和依赖植物集团.....	(214)
植物生态位的确定.....	(217)
稳定环境中的竞争与共存.....	(223)
不稳定环境中的竞争与共存.....	(232)
小 结.....	(238)
文献目录	(240)
主题索引	(284)

1. 引言

为什么要研究植物种群?

两位植物生态学家到森林中旅行。当他们穿过这片森林时，第一位生态学家首先做出一份森林中所有植物种的名录：地面上有山黧(*mercurialis* sp.)，银莲花(*Anemone* sp.)，林地变豆菜(*Sanicula selvestris*)和报春花(*Primula* sp.)；对灌木和幼树的记载有山楂(*Crataegus* sp.)，榛木(*Cornus* sp.)和榛(*Corylus*)；而在林冠层中，记载有英国栎(*Quercus robur*)，桦(*Betula*)，白蜡树(*Fraxinus*)，和栓皮槭(*Acer canpestre*)。同时对它们的相对多度也作了记载。

另一位生态学家携带了生长锥，卷尺和样方尺(Quadrat)。用这些工具她记录了一组橡树样木的干围和年龄，成熟树木下和皆伐迹地上的橡树幼苗和幼树的密度，及可能被动物侵害过的幼苗和地表散布的橡实的数目。

在一天工作结束时，两位生态学家比较了记录本。第一位说：“这片森林按Tansley 1949年所描述的，可归入白蜡树一橡树林。它由泥砾立地上所有典型物种所组成，并具有发育充分的草本层和灌木层”。另一位说：“这片森林的优势种是英国栎。它的种群主要是由150年以上的大树组成的。没有较年青的橡树和幼树，但是在树冠下和树冠疏开的地方有许多幼苗，密度可达100株/平方米。在树冠下幼苗的大部分

叶子被蛾类的幼虫取食。我发现分散着的一定数量橡实残留部分，它们或是被鸽子和松鼠吃的，或是遭到象鼻虫的侵袭”。第一位生态学家说：“你的毛病就是‘见树不见林’”。

第二位是种群生态学家。她可能回答说只有研究组成森林各种树木的种群和了解在这些种群中进行的各种过程，才能真正地懂得森林。

生态学，广义地说，是研究物种和他们环境间的相互作用的。种群生态学是生态学的一个特殊的分支，它可以用定量地表述出现在特定的地理区域中某个种的个体群（即一个种群）的相互作用。一个种群生态学家的兴趣是观察在一个区域内所发现的一种特定的植物或动物的数量及种群的大小，如何及为什么会变化（或保持不变）。因此关于树木的年龄分布、种子和幼苗的命运的信息，以及影响这些下一代潜在成员的捕食者的信息都是极为重要的。

虽然早在19世纪已经有种群生态学的先行学科存在，但是种群生态学，特别是植物种群生态学则是20世纪的科学。19世纪是分类学的黄金时代，欧洲和北美的植物学家用了许多年的艰苦工作进行植物分类和给物种命名。整个大不列颠帝国的标本被收集起来送往不列颠去研究。分类学家从事着一种对英国各殖民地的生物资源的“大清点”。邱植物园（Kew Gardens）是从事这项工作的重要中心（Brock way 1980）。三叶橡胶（*Hevea brasiliensis*）是从南美引种到东南亚的。荷兰、法国和英国都把小果咖啡（*Coffea arabica*）引入了他们的殖民地。象橡胶一样，现在咖啡的主要栽培中心并非原产地区（Purseglove 1968）。

工作在二十世纪初的植物生态学家受到19世纪专门致力

于分类的强烈影响，大量的时间都花费在群落的分类和命名上，似乎群落从它们本身来说只是一些有机体。有一段时间内，甚至流行这样一种论调，植物群落是否是通过固定的物种顺序发展的，正如一个有机体是通过一系列胚胎期发育来的一样（Phillips 1934）。虽然植物群落的整体观从一出现就受到挑战，但是把重点放在群落分类上的情况直到70年代还是顽强地保存在植物生态学中。

在这个时期里研究森林和大田作物应用的生态学家对事物的看法不同。他们过去和现在都对为获得经济产量的作物而必须播种的种子的数量感兴趣。同时他们对应播种的种子密度、混生物种中不同比例的效应、死亡的原因和竞争者（杂草）、捕食者（昆虫等）及病菌的数量效应也感兴趣。这些研究形成植物种群生态学的历史基础。

植物的种群统计

植物生命周期中的各个阶段可以提供一些有用的时间区间，在这些区间内可以分析植物种群大小随着时间而发生的变化。种群统计是研究这些种群在整个生命周期中的变化及其原因的。典型的植物生命周期的各个阶段的图解见图1.1。这种图本身就是一种解释，但是图中所描述的不同阶段有一些常用的专门名词。

在土壤中的种子种群通常叫做种子库（Seed bank or Seed Pool），在本书中用的是后一术语（Seed Pool）。通常设想在种子库和长成的幼苗之间的界面上有一个环境筛（environmental sieve）。一些种子通过这个筛成功地长成

幼苗；另一些则通不过而死亡或被迫在土壤中保持休眠。同时

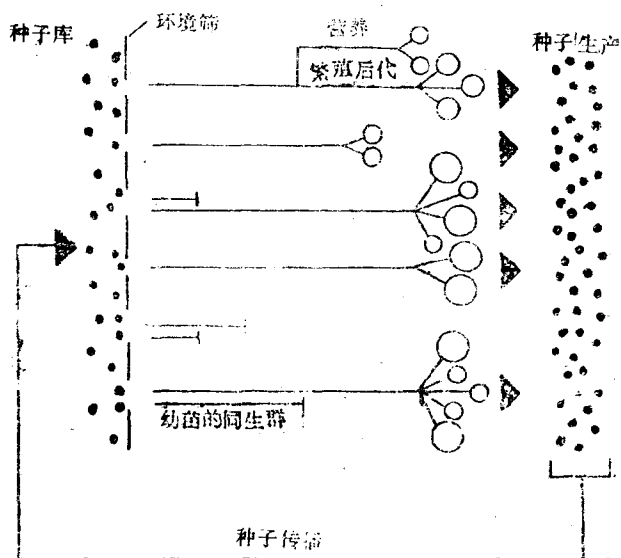


图1.1 一个理想的植物生活史 (引自Harper和White 1971)

出现或出现时间相近似的幼苗形成一个同生群 (Cohort)。同生群在种群统计中是一个特别重要的单位。从时间上跟踪一个有许多个体的同生群的命运，我们可以获得特定年龄的典型个体的出生 (种子生产)、死亡和生存的概率值。

从幼年阶段如种子或幼苗转移到生命周期中的后一个发生生殖的阶段称为补充更新 (recruitment)。补充更新可能来自种子或诸如在许多植物中的情况那样是靠营养繁殖的子代 (Vegetative daughters) 产生的。这些子代最初是与亲本在身体上相联结的，而亲本本身可能仅仅是莲座叶丛、茎或分蘖 (在草本中的集合体)，假如把这些部分分离的话，每一部

分都有独立生存的能力。这些具潜在独立生存能力的形态学单元称为无性系小株(ramets)。产生于同一亲本的营养繁殖的子代或无性系小株构成一个无性系(clone)。一株植物,无论大或小和怎样分为无性系小株,只要是起源于种子,就称为基元(genet),因为所有的部分共有着完全相同的基因。

实际上所有的植物都拥有由许多基本单元或组件(modules)组成的组元结构(modular structure)。一个典型的组件是一个具有侧生分生组织并终止于花序的地上枝(从它可以产生其他枝条)。茎或根茎的两个节之间(节间)区域也可能形成植物结构的组件。由重复分枝而产生的地上构件的集合体形成了体型大小不断增加的植物体。分枝的数量是决定一株植物有多高和有多少叶、花和果的重要因素。重复的分枝和象构成根茎那样的水平组件的增加使一株植物扩大其覆盖面积,并将影响所产生的营养繁殖子代的数量。因而单个植物体的结构和无性系植物的种群结构两者都是植物组件组合(architecture)的表现(J. White 1979)。

种群动态和通过自然选择的进化

本书大部分涉及植物的数量变化和种群内不同物种相对比例的变化。在较精细分析的水平上,我们会发现大多数单一物种的种群是由在特征上有某种程度不同的许多个体集合组成的。这些特征包括叶形、花色、生物化学特性及外貌或表现型的其他方面。遗传组成(基因型)上的差异通常是个体之间表现型差异的基础。对我们来说仅表现型是可见的,而且这是基因型“公开的外表”。基因型的某些特性可由在

移植试验中把不同的个体移种在同一环境中，或用不同表现型进行的繁殖试验推测。

例如在白花车轴草 (*Trifolium repens*) 种群中，发现两种明显不同的类型。当叶子遭损害时，一种类型植株产生一种被认为是防止蛞蝓和其他软体动物捕食者的游离氰化物 (Crawford-sidebotham 1972)，另一类型的植株则不产生氰化毒物。因而有一种含氰的表型和一种不含氰的表型。

繁殖试验曾表明，两个基因位点 (genetic loci) 决定着生氰作用。一个位点控制含氰的葡萄糖苷的产生而另一位点则控制着产生一种破坏葡萄糖苷释放氰化物酶。含氰表现型只有在基因型具有产生酶和葡萄糖苷的两个等位基因正确地组合时才出现。不能产生氰的表现型有三种基因型：1. 没有葡萄糖苷等位基因的基因型；2. 没有酶等位基因的基因型；3. 两者都没有的基因型。

只有满足以下三种情况：1. 表现型有变异；2. 这种变异中的某些部分是可遗传的；3. 选择作用于不同的表现型时才能出现进化变化，植物种群进化变异的潜在可能性才通过任何一家蔬菜水果商店都陈列着的甘蓝、花椰菜、花茎甘蓝、球茎甘蓝得以说明。所有这些蔬菜和它们的品种都是用人工选择从同一野生甘蓝 (*Brassia oleracea*) 育成的。许多世代的人工选择已经把显然并不好吃的和无前途的植物改变成为具有一个很膨大的顶生叶芽的品种 (甘蓝)；腋芽很多的品种 (布鲁塞尔汤菜)，花序膨大但不开放的品种 (花椰菜)；几个疏松的顶生花序的品种 (花茎甘蓝) 或一个膨大的球状茎的品种 (球茎甘蓝)。

自然选择可能产生同人工选择同样惊奇的后果，只不过

是缓慢一些。当一种表现型由于有较好的生存能力，或较强的产生子代的能力，以及这两种特征都优越而产生的后代比另一种多的时候就会出现这种现象。要注意，生存和生殖都是种群统计学的过程，因而自然选择也是一个种群统计学的过程。如果可以，分别对一个种群的不同表现型的种群统计进行分析，那么，也就可以确定那一个表现型所产生的后代最多，并从而确定自然选择正在那一个方向起作用。

生存成功和生殖成功组合成为一个相对的进化优势的量度称为适合度 (fitness)。一个特定的表现型的适合度并不是一个固定值，而是决定于主要的生态条件，并与出现在同一种群中的其他表现型的生存和生殖成功有关。

例如，含氰的车轴草在有蛱蝶的地方适合度要比不含氰的车轴草高，但是当没有蛱蝶时这两种表现型的适合度值可能颠倒过来。含氰的植物比不含氰的易遭霜害而倒伏，在没有蛱蝶补偿这种缺点或在特别寒冷的地方，后一种表现型可能获得最成功的生存和生殖。

虽然种群动态成为确定自然种群中各种选择力的基础。但是这个极吸引人的题目大部分超出了本书的范围。然而，自然选择在植物种群中的有关问题在大部分章节中要简要地谈到，特别是在第4章。我们现在必须探讨种群生态学的最基本课题——种群增长。

种群增长模型

最简单的种群增长模型，也是最直观的，而且明显的一种是以种群变化的三个特征，即出生数 B ，死亡数 D ，迁移数