

农业生态学教程

陈 阜 主编

气象出版社

农业生态学教程

陈 阜 主编

气象出版社

内 容 简 介

本书系统地介绍了生态学及农业生态学的基本概念和基本理论与方法,在内容上根据本课程教学任务要求和学时安排,进行了适当精简和提炼,重点突出。全书主要由生物种群、生物群落、农业生态系统、农业生态系统生物与环境的关系、农业生态系统的能量流动、农业生态系统的物质循环、农业生态系统的调控与优化设计、农业资源利用与生态环境保护、生态农业与持续农业等章节组成。可作为农业院校及函授教材。

图书在版编目(CIP)数据

农业生态学教程/陈阜主编. —北京:气象出版社,1998.8

ISBN 7-5029-2500-7

I. 农… II 陈… III. 农业科学:生态学—教材 IV. S181

中国版本图书馆 CIP 数据核字(98)第 09115 号

农业生态学教程

陈 阜 主 编

责任编辑:崔晓军 终审:周诗健

封面设计:曾金星 责任技编:刘祥玉 责任校对:杨霏云

* * *

气象出版社出版

(北京市海淀区白石桥路 46 号 邮政编码:100081)

北京市王史山胶印厂印刷

* * *

新华书店总店北京发行所发行 全国各地新华书店经销

开本:787×1092 1/16 印张:10.625 字数:272 千字

1998 年 8 月第一版 1998 年 8 月第一次印刷

印数:1~3600

ISBN 7-5029-2500-7/S·0330

定价:16.00 元

本书编写组

主 编 陈 阜(中国农业大学)

副主编 马新明(河南农业大学)

撰 稿 陈 阜(中国农业大学)

马新明(河南农业大学)

温金祥(莱阳农学院)

李增嘉(山东农业大学)

宇振荣(中国农业大学)

曹志平(中国农业大学)

韩保平(北京农学院)

前 言

农业生态学是生态学应用于农业领域的一个分支学科,同时也属于农业科学的一个分支。随着社会经济发展和农业生产中资源及生态环境问题的日趋突出,农业生态学越来越受到广泛重视。80年代初在我国的农业院校陆续开始讲授农业生态学课程,目前该课程已普遍成为农科院校各专业的公共选修课及农学与资源环境专业的必修课。经过近20年的发展,农业生态学从内容、体系、方法上不断丰富和充实,并陆续出版了许多农业生态学方面的专著与教材,对促进学科发展起到积极作用。

但在该课程的讲授过程中,也明显感到较难把握,使用各种版本的教材和参考书都有其局限性,主要原因:一是农业生态学本身涉及范围广、内容多,与其它学科的交叉性强;二是本课程一般的学时数只有40左右,讲授内容有限。因此,编写一本适合当前教学用的教材,是我们多年来的心愿。经过几个院校农业生态学主讲教师近两年时间的集体讨论和分工编写,这本教材终于完成了。本教材的突出特点一是基础性,力求把生态学及农业生态学的基本概念和基本理论与方法介绍出来,满足农科各类专业本科学生学习的需要;二是实用性,按照本课程教学任务要求和学时安排,在教学内容上进行适当精简和提炼,突出重点。

本书共有十个部分,其中绪论、第九章由陈阜编写(中国农业大学);第一章、第四章由马新明编写(河南农业大学);第二章由李增嘉编写(山东农业大学);第三章、第五章由温金祥编写(莱阳农学院);第六章由宇振荣编写(中国农业大学);第七章由曹志平编写(中国农业大学);第八章由韩保平编写(北京农学院)。全书由陈阜和马新明进行统稿和修改,陈阜最后定稿。

在本书编写过程中,得到我们所在院校农业生态学和耕作学几位前辈的支持和帮助,谨表谢意。同时,由于编写者水平所限,错误及疏漏之处在所难免,希望使用本教材的师生和读者给予批评、指正。

本书编写组

1998年2月20日

目 录

绪 论	(1)
第一节 生态学及其发展	(1)
第二节 农业生态学及其发展	(3)
第三节 农业生态学的内容与任务	(4)
思考题	(6)
参考文献	(6)
第一章 生物种群	(7)
第一节 种群的概念与特征	(7)
第二节 种群的增长	(11)
第三节 种群的数量波动与调节	(13)
第四节 种群间的相互关系	(20)
思考题	(24)
参考文献	(24)
第二章 生物群落	(25)
第一节 群落的概念与基本特征	(25)
第二节 群落的结构	(28)
第三节 群落中的生态位	(34)
第四节 群落的演替	(36)
思考题	(43)
参考文献	(43)
第三章 农业生态系统	(44)
第一节 生态系统概述	(44)
第二节 农业生态系统	(48)
思考题	(51)
参考文献	(51)
第四章 农业生态系统生物与环境的关系	(52)
第一节 环境因子的生态作用	(52)
第二节 生物的生态作用	(60)
第三节 生物的生态适应性	(65)
思考题	(68)
参考文献	(68)
第五章 农业生态系统的能量流动	(69)
第一节 能量流动及转化的基本原理	(69)
第二节 食物链与食物网	(71)
第三节 能量流动的途径及传递效率	(74)
第四节 农业生态系统中能量投入与产出	(76)

思考题	(85)
参考文献	(85)
第六章 农业生态系统的物质循环	(86)
第一节 物质循环基本规律	(86)
第二节 几种主要物质的生物地化循环	(89)
第三节 农业生态系统中的养分循环与平衡	(97)
第四节 物质循环中的环境问题	(101)
思考题	(104)
参考文献	(104)
第七章 农业生态系统的调控与优化设计	(105)
第一节 农业生态系统的调控机制	(105)
第二节 农业生态系统的分析与诊断	(108)
第三节 农业生态系统的优化设计	(115)
思考题	(120)
参考文献	(121)
第八章 农业资源利用与生态环境保护	(122)
第一节 农业资源的特性与合理利用	(122)
第二节 我国农业资源状况及合理利用	(129)
第三节 生态平衡与生态环境保护	(134)
思考题	(142)
参考文献	(142)
第九章 生态农业与持续农业	(143)
第一节 生态农业的产生与发展	(143)
第二节 生态农业原理及技术	(149)
第三节 持续农业	(155)
思考题	(158)
参考文献	(158)
附 录	(159)
表 1 农业系统各项投入能量的折算参考标准	(159)
表 2 农业系统各项产出能量的折算参考标准	(159)
表 3 主要农作物体内养分含量	(160)
表 4 主要农作物籽饼养分含量	(160)
表 5 主要化肥品种的有效养分含量	(160)
表 6 主要有机肥养分含量	(161)

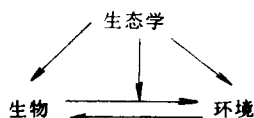
绪 论

农业生态学(agroecology)是运用生态学的原理及系统论的方法,研究农业生物与其自然和社会环境的相互关系的应用性学科。农业生态学是生态学在农业领域应用的一个分支学科,主要研究由农业生物与其环境构成的农业生态系统的结构、功能及其调控和管理的途径等。学习农业生态学的目的和意义一方面要了解有关生态学的一般知识及理论与方法,另一方面要运用农业生态学的原理和方法分析农业生态系统的资源生态问题。

第一节 生态学及其发展

一、生态学的概念

生态学(ecology)一词源于希腊文“oikos”(原意为房子、住处)和“logos”(原意为学科或讨论),1865年Reiter(赖特儿)将两个词合并构成oikologie(生态学)一词。1866年德国生物学家H. Haeckel(海克尔)在其著作《有机体的普通形态学》中第一次正式提出生态学的概念,并将生态学定义为:生态学是研究生物与其环境相互关系的科学。此后,又有许多的生态学家对生态学的含义及概念进行了探讨,但所提出的定义未超过海克尔定义的范围。1896年,Clarke(克拉克)曾用图解说明了生态学的概念:



著名生态学家 E. P. Odum(奥德姆)(1971)在其所著的《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,如温度、湿度、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)环境对生物的调节和生物对环境的调节。

二、生态学的主要发展阶段

(一)生态学的形成

关于生物与环境的关系,自有人类历史以来就注意到了,在我国古农书中就有体现,在古希腊的一些著作中也能发现。如我国战国时代的《管子·地圆篇》就详细介绍了植物分布与水土质环境的生态关系,古希腊的 Hippocrates(海波诺提斯)不但注意到气候、土壤与植被生长与病害的关系,同时注意到了不同地区植物群落的差异,其《空气·水·场地》被认为是生态学的文献。但对促进生态学产生影响较大的,则是19世纪以来的一些著作。1803年Malthus(马尔萨斯)在《人口论》中不仅研究了生物繁殖与食物的关系,而且特别分析了人口增长与食物生

产的关系。1807年,德国学者 A. Humboldt(洪堡)通过对南美洲热带和温带地区的植物及其生存环境进行的多年考察结果,写成《植物地理学》,分析了植物分布与环境条件的关系。1859年,C. R. Darwin(达尔文)出版了著名的《物种起源》,提出生物进化论,对生物与环境的关系作了深入探讨。1866年,德国学者 H. Haeckel 提出生态学定义,标志着生态学的诞生。此后,有诸多的科学家通过研究对生态学形成作了很大贡献,到 19 世纪末,生态学已正式成为一门独立学科。

(二)生态学的发展

进入 20 世纪,生态学的发展更为迅速,有关生态学的论文及著作不断涌现。生态学研究逐步由描述动、植物个体生态现象,转向生物种群与群落的生态研究,并最终走向生态系统研究。其中对生态学发展有突出影响的是:

1. 生态系统概念的提出 1935 年英国生态学家 A. G. Tansley(坦斯列)首次提出生态系统(ecosystem)的概念,把生物有机体与其环境看成是一个整体,提出生态系统是在特定的区域内相互作用的全部生物与无机环境的综合体。从此,生态学开始进入生态系统生态学阶段,也标志着生态学已进入以研究生态系统为中心的近代生态学发展阶段。

2. 生态系统“食物链”的提出 1942 年,美国生态学家 R. L. Lindman(林德曼)通过对美国 Cedar Bog(塞达茨·鲍格)湖泊生物量转移的定量研究,发表了《一个老年湖泊的食物链动态》一文,指出了生物量随食物链转移的规律,并提出了著名的“食物链”和“生态金字塔”理论,为生态系统研究奠定了基础。此后,美国生态学家 E. P. Odum 对生态系统的能量流动和物质循环作了大量研究,并综合已有研究成果写成并出版了《生态学基础》一书,进一步确立了生态系统生态学,使生态学的研究领域更为广泛。

3. 系统论及计算机信息技术的运用 系统论是 30 年代由 L. V. Bertalanffy(贝塔朗菲)提出的;40 年代末美国科学家 C. E. Shannon(香农)创立研究系统组分之间各种信息过程的信息论;60 年代计算机技术得到运用。这样使复杂生态系统研究在理论、方法及工具上日趋完善,为系统分析方法在生态学上的运用奠定了基础,使生态学研究进入定量、控制和应用方向发展阶段。

三、生态学分支学科

生态学的综合性很强,随生物与环境系统研究领域的不断拓宽,研究工作的不断深入,其分支学科也愈来愈多,并且已广泛地渗透到自然及社会科学的各个领域。生态学按其性质一般分为理论生态学和应用生态学两大类。

理论生态学中以普通生态学(general ecology)的概括性最强,它介绍生态学的一般原理和方法,包括个体生态、种群生态、群落生态和生态系统等层次。此外,理论生态学按研究对象的生物类别划分有:动物生态学(animal ecology)、植物生态学(plant ecology)、微生物生态学(microbial ecology)、昆虫生态学(ecology of insects)等等;按生物的栖息环境可分为:陆地生态学(terrestrial ecology)、海洋生态学(marine ecology)、森林生态学(forest ecology)、草原生态学(grassland ecology)、太空生态学(space ecology)等等。近些年,由生态学与地理学结合的景观生态学也发展较快,其主要研究内容是景观范围内的若干生态系统之间的相互关系和管理。

应用生态学包括的门类更多,如污染生态学(pollution ecology)、农业生态学(agroecology)、自然资源生态学(ecology of natural resources)、人类生态学(human ecology)、城市生态学(city ecology);以及一些新型的数学生态学(mathematical ecology)、化学生态学

(chemical ecology)等等。

第二节 农业生态学及其发展

一、农业生态学的产生

农业生产的实质就是利用生物与资源环境形成人类所需农产品的过程,离开了生物就谈不上农业,而光、热、水、气等气候和土壤等环境因素,则是生物赖以生存的自然环境。由此可见,农业本身就是利用与调节生物与环境关系的一个生态过程。对于这种生态关系,实际上从农业生产开始之时就已被重视了,在古代农业、近代农业的各种农书中,都有不同层次和角度的阐述记载。在作物栽培及畜禽养殖相关的各类学科中,都是从各个方面对农业生物与环境关系进行分析和调节出发的,如作物栽培与耕作学、土壤与肥料学、园艺学、动物饲养学等等。

随着生态学理论与方法的不断成熟和完善,尤其是生态系统理论的提出,使生态学在农业领域的运用更为普遍和深入。有意识地运用生态学基本理论及系统生态学的方法研究农业问题,逐步得到深入和发展。因此,生态学在农业领域的分支——农业生态学在进入 20 世纪以来,不断受到重视而渐渐形成一门独立的学科。1929 年,意大利的 G. Azzi(阿兹齐)教授在大学正式开设讲授农业生态学课程,并于 1956 年正式出版了《农业生态学》一书。进入 70 年代后,已有大量的农业生态学专著及教材问世,世界各国逐渐把农业生态学作为一个重要的专业方向或一门学科。

二、农业生态学的发展

早期的农业生态学明显带有农学学科的痕迹,其研究的重点集中在农作物与农田土壤、气候、杂草等的相互关系,以及影响作物分布和生态适应能力等方面,多数仍局限于个体生态学或作物生态学的研究范畴。如在 20 世纪 20~30 年代,所开展的农业生态学研究,基本上都是从分析农作物与生态环境的相互关系及调节途径出发的,并没有从系统生态的角度去探讨,尤其对农业生态系统中的一些整体关系及规律缺乏研究,所以并没有引起农学界及生态学界的普遍重视。G. Azzi 的《农业生态学》(1956)一书,重点阐述的仍是作物生态学的一些内容,他将农业生态学定义为研究环境、气候和土壤与农作物遗传、发育及产量与质量关系的科学。可见,当时的农业生态学仍停留在个体生态、种群生态及群落生态上。

进入 70 年代后,以研究农业生态系统为重点的农业生态学开始发展,对生态系统物质循环、能量流动及系统分析的理论与方法不断被采用,并注意研究系统整体内组分之间的相互关系,使农业生态学研究领域和层次拓宽,生态系统水平的农业生态学逐步建立起来了。日本学者小田桂三郎的《农田生态学》(1972)、美国生态学家 G. W. Cox(考克斯)等的《农业生态学》及 R. Lowrance(洛伦斯)主编的《农业生态系统》等,都把研究重点从个别作物的生理生态、种群生态及群落生态问题,扩展到农田生态系统和农业生产系统的生产力、资源利用潜力、能量和养分的流动与转化及农业生产的各种生态问题等。目前,随农业生产水平的不断提高,农业生态学研究范畴和对象已不再是单纯的自然环境与生物关系,而已重视到社会、经济、技术因素的影响。

中国从 70 年代后期,生态问题得到重视,作为研究农业生态系统的农业生态学借机得到重视和发展。1981 年召开了全国农业生态学研讨会,随后又多次召开了有关农业生态的全国性学术讨论会,对农业生态学的理论、内容体系等进行了研讨。1983 年正式确定在农业院校开设农业生态学课程,并在 1986 年由国家教委将农业生态学列为农学专业的主要课程,同时在

部分农业院校开始试办农业生态专业。

三、农业生态学的趋势展望

随着人类社会的不断发展、人口持续增长和对产品需求的不断提高,全球性的资源和生态环境问题日趋严重,并已引起国际社会的高度重视。如何协调人类社会经济发展与生态保护的矛盾,已逐步成为可持续发展的焦点问题。作为直接以生物和自然资源环境进行再生产的农业,其可持续发展问题显得更为重要,而以研究农业生态系统生物与环境关系的农业生态学,也必将随之受到更普遍的重视。

农业生产发展的历史,实质上就是人类对资源与环境开发强度和效率不断提高的历史。从原始农业到传统农业,再逐步过渡到现代农业,人类对自然资源的需求量急剧增长,利用规模和数量不断加大。同时,由于愈来愈多的能量、物质投入到农业生态系统中,尽管其产出量也相应增多,但对资源和环境的一系列的负效应也随着而来,如能源和水资源的短缺、生态环境的破坏、污染加剧等资源环境问题日趋严重。随着人口的进一步增长和社会经济的不断发展,这些生态问题仍有加剧趋势。如何合理调控农业生态系统,协调生态—经济—技术之间的关系,是农业生态学的重要任务和目标。因此,农业生态学的研究和应用也将越来越活跃。

第三节 农业生态学的内容与任务

一、农业生态学的内容

农业生态学的研究对象主要是农业生态系统(agroecosystem),即研究农业生物之间、环境之间及生物与环境之间的相互关系及调控途径;利用生态学及系统学的理论与方法对农业系统各组成成分及其相互关系进行研究,以提高其整体效益。

农业生态学的主要内容包括农业生态系统的组成、结构、功能及其调控的原理和技术途径。具体的如:

(一)农业生态系统的组分结构

包括农业生物组分(农作物、畜禽等)、环境组分(自然环境与社会经济环境);农业生态系统的层次结构,如不同生产层次的结构相互关系;农业生态系统的空间结构,如在自然与社会经济条件影响下的地域分布特点、水平及垂直上的结构配置;农业生态系统的的时间结构,如系统的演化规律、随时间的变化趋势等;农业生态系统的营养结构,如农业生态系统中的食物营养关系、食物链等。

(二)农业生态系统的能量流动及物质循环

包括农业生态系统中各组分之间的能量和物质的流动、转化的途径与通量强度,物质和能量转化利用的效率与效益,以及伴随物流、能流转化过程的信息传输和价值转移的途径及规律等。

(三)农业生态系统的生产力

包括农业生态系统的初级生产力(植物性生产)和次级生产力(动物性生产),协调各级生产及提高农业系统总体生产力的途径及调控措施等。

(四)农业生态系统的人工调控与优化

包括对农业生态系统调控机制的分析,利用生态工程技术对农业系统进行人工调节和优化,生态农业建设的原理及技术等。

(五)农业资源的合理利用与生态环境保护

包括农业生产对资源合理利用的原则及途径,农业生产对生态环境的影响与防治途径,以及资源环境对农业生产的反作用等。

二、农业生态学的特点

(一)应用性

农业生态学是一门应用基础性学科,具有较强的实用性。其研究内容与农业生产密切结合,而且就是立足于农业生产实践进行理论分析和研究。其研究成果在农业区划、区域综合开发和治理、农业资源利用、生态工程建设等多方面都有广泛应用。

(二)综合性

农业生态学是介于农学与生态学之间的交叉学科,综合性很强。从知识内容上,它涉及到土壤学、作物学、动物学、微生物学、经济学、林学、水产学、园艺学等诸多领域的学科知识;从研究对象上,既包括自然生态内容,也包括人工生态,涉及农业、经济、技术等多方面的内容,而且农业生态系统本身就是一个社会-经济-自然复合系统。

(三)统一性

农业生态学强调适用于不同学科的共同思想和共同语言,强调适用于生态系统不同组分的通用方法。能量、物质、信息、价值等是联系生态系统各种组分的共同媒介,利用它来分析系统的结构、功能,有较强的统一性。尤其随系统分析及计算机技术的发展,其优势愈来愈突出。

(四)宏观性

农业生态学区别于一般的个体生态学、作物生态学及动物生态学等有明确界限的微观生态,它的宏观性及伸缩范围很大。因为农业生态系统本身,其边界范围小的可以是一块农田、一个农户,但大的可是一个地区、一个国家甚至全世界。所以,以研究农业生态系统为核心的农业生态学基本上是以研究宏观性的农业问题为重点。

三、农业生态学的任务

运用农业生态学的理论和方法,分析研究农业领域中的生态问题,探讨协调农业生态系统组分结构及其功能,促进农业生产的持续高效发展,是农业生态学的根本任务。可见,农业生态学不仅要进行基础性的理论研究,更要为发展农业生产提出切实可行的技术途径,要理论与实践的紧密结合。

农业生态学不同于自然生态学,它更多地要涉及社会、经济与技术问题,因为农业生产本身就是一个自然再生产与经济再生产结合在一起的过程。所以,从这一角度出发,应把握农业生态与自然生态的不同,注重社会经济因素及技术条件对农业生态系统的作用,不能简单地用纯生态的理论和思想来分析和解释农业及经济发展问题,更不能把生态问题绝对化。例如,从自然生态观点看,森林、草原等是最美观和合理的生物植被,破坏这些植被就意味着生态平衡的破坏;但从农业发展角度,人类为生存和发展,必然要通过“刀耕火种”毁掉森林、草原,开发为农田,并逐步增加人工投入以提高其生产力。因此,从农业生态观点看,这种“生态平衡破坏”在农业发展的初级阶段并非绝对的不合理,在某种意义上它反映出人类的进步。

人类社会的发展一定程度上必然要以牺牲自然资源为代价,如何尽可能减少经济发展对生态环境的压力和降低资源成本,走可持续发展之路,是生态学面临的重大问题。同样,这也是农业生态学要探索的问题。把握农业生产的“生态-技术-经济”复合系统的相互作用关系与特点,从整体结构优化和提高系统功能上进行合理调控,以促进农业生产持续高效发展,是农业生态学未来发展中面临的重要任务。

思 考 题

1. 什么是生态学和农业生态学?
2. 为什么说农业生态与自然生态不完全一致?
3. 农业生态学的主要任务及其发展趋势是什么?

参 考 文 献

- [1] 蔡晓明、尚玉昌,普通生态学,北京大学出版社,(1995)。
- [2] 骆世明等,农业生态学,湖南科学技术出版社,(1987)。
- [3] 王如松,系统生态学——回顾与思考,现代生态学透视,科学出版社,(1990)。
- [4] 柯克斯等,农业生态学,农业出版社,(1987)。
- [5] 李博主编,普通生态学,内蒙古大学出版社,(1990)。
- [6] 迪维诺著,生态学概论,李耶波译,科学出版社,(1987)。
- [7] 马世俊、王如松,社会-经济-自然复合生态系统,生态学报,4(1),1~9(1984)。

第一章 生物种群

第一节 种群的概念与特征

一、种群的概念

种群(population)是指在一定时间内占据特定空间的同一物种(或有机体)的集合体。一个物种通常可以包括许多种群。

种群由个体组成,但不等于个体的简单相加,这是因为各有机体之间存在着非独立性的交互作用,使其在整体上呈现出一种有组织有结构的特性。例如一棵植物是由细胞组成的,但是细胞的简单相加不会形成植物。因此,从个体到种群,除了出现统计学上的特征以外,还出现了空间布局上的种群行为、遗传变异和生态对策等新特征。

种群是物种存在的基本形式,同时又是组成生物群落的基本单位。任何一个种群在自然界都不能孤立存在,而是与其它物种的种群一起形成群落。物种、种群、群落之间的关系如表 1.1 所示。

表 1.1 物种、种群和群落三者之间的联系

	1	2	3	4	5	6	7
A	A1	A2	A3			A6	A7
B		B2	B3	B4	B5	B6	B7
C	C1		C3	C4			
D	D1		D3		D5		D7

表中列出了 4 个物种(A,B,C,D)和 7 个群落(1,2,3,...,7),每一个物种包括了几个不同的种群,并分布在不同的群落中,如物种 A 包含了 A1、A2、A3、A6 和 A7 5 个种群,它们分别分布在群落 1、2、3、6 和 7 中。在群落 1 中,包括了 A1、C1 和 D1 三个种群。因此,每一个群落中都含有几个属于不同物种的种群。

对种群概念可以从以下两方面进行理解:首先从抽象的理论意义上理解,它是表示由物种个体所组成的集合群,这是一种学科划分层次上的概念;其次从具体对象上理解,它包括自然种群(如某一湖泊中的鲤鱼种群)和实验种群(如实验条件下人工饲养的小白鼠种群)。

二、种群的基本特征

种群的基本特征是指各类生物种群在正常的生长发育条件下所具有的共同特征,即种群的共性,而个别种群在特定环境条件下所产生的特殊适应特征,不包括在此范围内。种群的基本特征包括种群的空间分布、种群数量和种群的遗传三个方面。

(一) 种群的空间分布特征

由于自然环境的多样性,以及种内种间个体的竞争,每一种群在一定空间中都会呈现出特有的分布形式,这种生物种个体在其生存环境空间中的配置方式,取决于物种的生物学特性。种群的空间分布通常可分为均匀型、随机型和成群型三种类型,而在成群分布型中又包括成群随机型和成群均匀型(如图 1.1)。

1. 均匀型分布(uniform distribution) 也叫规则分布(regular dispersal),即种群内各个体在空间呈等距离分布。在统计判定中,每个样地上个体数目相对稳定且等于平均数,而统计方差等于零。农业系统中多数人工栽培种属此类型。均匀分布的数学模型为正二项分布,表示为:

$$P(n) = e^{-m} \cdot m^n / n!$$

式中, n 是样点中个体出现的数目, m 是每个样方中某种群的个体平均数。

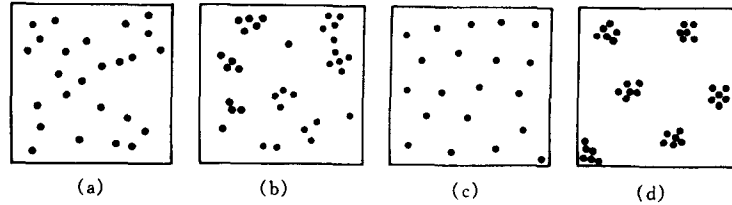


图 1.1 种群空间分布的三种类型(四种形式)

(a)随机分布;(b)成群随机分布;(c)均匀分布;(d)成群均匀分布。(引自 Whittaker,1970)

2. 随机型分布(random distribution) 即种群内个体在空间的位置不受其它个体分布的影响(即相互独立);同时每个个体在任一空间分布的概率是相等的。即统计方差等于平均数。该分布在自然界中比较罕见,但并非没有。当一批靠种子繁殖的植物首次侵入一块裸地时,只要这块裸地上的环境比较均一,就形成随机分布。森林中地面上的一些无脊椎动物,特别是蜘蛛类,表现为随机型分布。北美洲海岸潮间带有一种小蚌蛤,由于海潮冲刷也呈随机分布。

随机分布的模型是泊松分布(Poisson distribution),通式为:

$$p(k) = \frac{n!}{k!(n-k)!} p^k q^{n-k}$$

式中, n 为样点总数; p 为某生物出现的概率; $q=1-p$; k 为项数。

3. 成群型分布(aggregated distribution) 即种群内个体的分布既不随机,也不均匀,而是形成密集的斑块。在自然界中,这种分布是最常见的。其各样点的统计方差大于平均数。成群分布又常有成群随机分布和成群均匀分布两种现象。

描述种群成群型分布的数学模型很多,最常见的是负二项分布(negative binominal distribution),表达式为:

$$p(x) = \frac{k(k+1)(k+2) \cdots (k+x-1)}{x!} \times (1 + \frac{m}{k})^{-k} \times (\frac{m}{m+k})^x$$

式中, x 为随机变量的观测值; k 是一个估计参数; $p(x)$ 为 x 取值时的分布概率。

成群分布形成的原因,在动物界和植物界各不相同。对植物而言,可能有以下原因:①繁殖特性。如营养繁殖形成的无性系成丛生长,因种子不易移动而使幼树集中在母树周围等等。②微域差异。由于微地形存在差异,植物适于在某一小区域生长而不适于在另外区域生长。③天然障碍。在种子或其它繁殖体散布过程中遇到障碍使大量种子集中一处,而其它地方却很少或完全没有。④动物及人为活动影响。如啄木鸟将云杉的球果运到啄木鸟的“锻工场”,在其下面堆积大量松柏纲植物的球果,使这里不断长出厚厚的一层松柏植物幼株;但由于现存量太大,不久则死亡。蚂蚁也能在蚁巢附近堆积某些种子。种群集中对动物分布的原因是:①局部生境差异。②气候的节律性变化。③配偶和生殖的结果。④社会关系。

(二) 种群的数量特征

1. 种群大小(size)和密度(density) 一个种群全体数目的多少叫种群大小。例如,某个鱼塘中有 2000 尾草鱼。而单位面积内某个生物种的个体总数叫种群密度。如每立方米水体中含有 500 万硅藻,每亩棉花有 4500 株等。密度的作用是种群内部自动调节的基础。

种群密度有粗密度(crude density)和生态密度(ecological density)之分。粗密度是指单位总空间内的生物个体数(或生物量);生态密度则是指单位栖息空间内某种群的个体数量(或生物量),因此,生态密度常大于粗密度。两者的关系可用 Kahl(卡尔)(1964)等在佛罗里达州研究林鸛的食物鱼的密度实例来说明,如图 1.2 所示:在干旱的冬季,由于水位下降小鱼密度从整体上来说是的下降的,使鱼集中在越来越小的水体中,所以这种鱼的生态密度又是上升的。

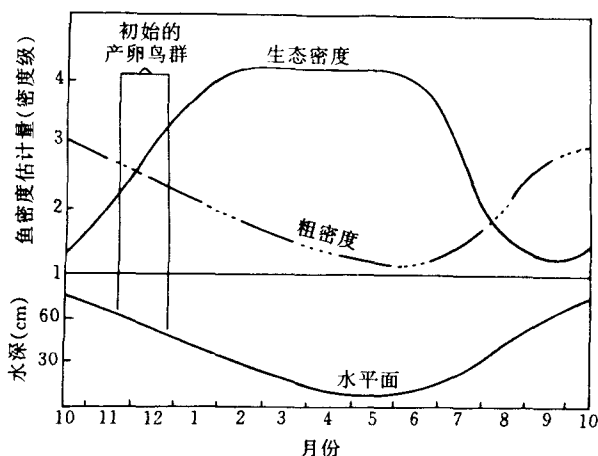


图 1.2 生态密度和粗密度的关系(引自 Kahl,1964)

在任何一个地方,种群的密度都随季节、气候条件、食物储量和其它因素的影响而发生很大变化。在实际应用中,密度是生物种群重要的参数之一,是种群内部自动调节的基础,它部分地决定着种群的能流、资源的可利用性、种群内部生理压力的大小以及种群的散布和种群的生产力。野生动物专家需了解猎物的种群密度,以便调节狩猎活动和对野生动物栖息地实施管理;农学家通过调查农田种植作物的密度,进而制定协调作物个体与群体关系的对策。

2. 出生率(natality)和死亡率(mortality) 出生率是种群增加固有能力的表述,是指种群在以生产、孵化、分裂或出芽等方式下,产生新个体的能力,是种群内个体数量增长的重要因素,常用单位时间内产生新个体的数量表示。出生率分为最大出生率(maximum natality)和实际出生率(realized natality)或生态出生率(ecological natality)。最大出生率也叫绝对或生理出生率,是在理想条件下产生新个体的理论最大值,对于特定种群,它是一个常数。实际出生率表示在一定的环境条件下产生新个体的能力。其大小随种群数量、年龄结构以及环境而改变。用公式表示为:

$$\text{绝对出生率}(B) = \Delta N / \Delta t$$

$$\text{相对出生率}(B') = \Delta N' / N_0 \Delta t$$

式中, ΔN 是种群在 Δt 时间内出生的个体数; N_0 为初始种群大小。

出生率的高低受以下三方面因素的影响:①性成熟的时间。成熟越早出生率越高。②每次产生后代的数量。该因素变化范围较大,不同生物或同种生物的不同个体间差异很大。③每年产生后代的次数。一年生植物一年繁殖一次,大多竹类及某些鱼类一生仅繁殖一次,而白鼠一

年则生产 4~5 代,有些动物还存在一定的繁殖季节,而另一些却不断生殖。

死亡率是出生率的反义词,它描述了种群个体的死亡情况,是种内个体衰减的数量,用 D 表示。同出生率一样,死亡率分为最低死亡率(minimum mortality)和实际死亡率或生态死亡率(ecological mortality)。最低死亡率是指个体死亡于由生理寿命所决定的“老年”状况,也是一个生物学常数。实际死亡率受环境条件、种群大小和年龄组成的影响,其公式与出生率类似。

$$\text{绝对死亡率}(D) = \Delta N / \Delta t$$

$$\text{相对死亡率}(D') = \Delta N' / N_0 \Delta t$$

式中, ΔN 是种群在 Δt 时间内死亡的个体数; N_0 为初始种群大小。

3. 种群年龄和性别结构 任何种群都是由不同年龄结构的个体所组成。年龄结构(age structure)是指某一种群中,具有不同年龄级的个体生物数目与种群个体总数的比例;而在每一年龄级或整个种群个体中,雌性与雄性个体所占种群个体总数的比例,构成了生物种群的性比结构。种群的年龄结构与性别比例是种群数量变化的基本内因之一,可以用来估算种群的发展趋势。

种群的年龄结构常用年龄金字塔来表示,金字塔底部代表最年轻的年龄组,顶部代表最老的年龄组,宽度则代表该年龄组个体数量在整个种群中所占的比例,比例越大,宽度越宽,比例越小宽度越窄。因此,从各年龄组相对宽窄的比较就可以知道哪一个年龄组的生物数量最多,哪一个年龄组的数量最少。从生态学角度出发,可以把种群的年龄结构分为增长型、稳定型和衰退型三种类型,而种群的年龄组也分为幼龄组、中龄组和老龄组三个主要组别。如图 1.3:

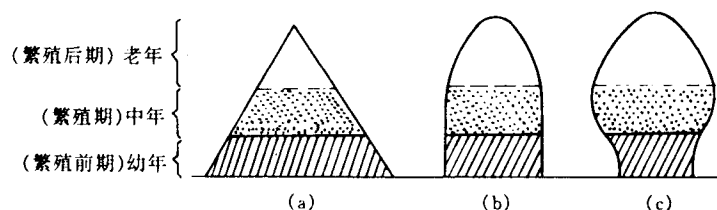


图 1.3 生物种群年龄结构的三种基本类型

(a)增长型种群;(b)稳定型种群;(c)衰退型种群。

(1)增长型种群(expanding population)。其年龄结构呈典型的金字塔形,基部阔而顶部窄,表示种群中有大量的幼体和极少的老年个体。这类种群的出生率大于死亡率,是典型增长型的种群(图 1.3(a))。

(2)稳定型种群(stable population)。其年龄结构几乎呈钟形,基部和中部几乎相等,出生率与死亡率大致平衡,种群数量稳定(图 1.3(b))。

(3)衰退型种群(diminishing population)。这类种群的年龄结构呈壶形,基部窄而顶部宽,表示种群中幼体比例很小,而老年个体比例大,出生率小于死亡率,种群数量趋于下降(图 1.3(c))。

种群中雄性和雌性个体数目的比例称为性比(sex ratio),也称性比结构(sexual structure),通常分为雌、雄和两性 3 种类型。

对大多数动物来说,雄性与雌性的比例较为固定,但有少数动物,尤其较为低等的动物,在不同生长发育时期,性比往往发生变化。通常受精卵的性比大致为 50:50,这称为第一性比