

PHYTOPOPULOGY
植物种群学

王伯荪 李鸣光 彭少麟 著

植物种群学

王伯荪 李鸣光 彭少麟 著

广东高等教育出版社
• 广州 •

粤新登字09号

图书在版编目(CIP)数据

植物种群学/王伯荪等著. —广州:广东高等教育出版社, 1995. 1

ISBN 7-5361-1593-8

I. 植…

II. 王…

III. 植物—种群

IV. Q·15

广东高等教育出版社出版发行

(广州体育学院20幢 邮码 510076)

责任编辑 张翠君

各地新华书店经销

封开县人民印刷厂印装

1995年1月第1版 1995年1月第1次印刷

开本850×1168 1/32 印张11.625 字数300千

印数 1—1000册

定价: 15.00元(半精装)
20.00元(精装)

前 言

《植物种群学》是植物学的一个分支学科。它是在种群组建水平上对植物进行研究,19世纪50年代后期始被广泛重视,并迅速发展起来的一个新兴学科。

国外有关植物种群的研究,大都称为“植物种群生态”、“种群生态”、“种群动态”或“种群遗传”等,其内容通常只偏重于某一方面,或视为生态学的一个分支学科。本书广泛吸收国内外有关植物种群研究的最新成就,系统地论述了植物种群结构、动态、分布、生态、遗传、进化等基本理论和规律,并将其看作是植物学的一个分支学科,称为《植物种群学》,也正如植物群落学是在群落组建水平上进行植物研究的植物学分支学科一样。

本书初稿是在多年为研究生讲授“植物种群学”和开展植物种群研究的基础上写成的;1989年春油印成教材并送请国内同行指正;1991年秋开始全面修订,经一载余反复增、删、改而正式付梓,奉献给读者。希望本书不仅能使读者了解本学科的历史和现状,更希望能使读者在应用和发展植物种群学时获得新的启迪。

《植物种群学》可作植物专业研究生的学位课程教材,也可供植物、生物、生态、环境、农、林、牧等有关学科的教师和科学工作者参考,也可作大专院校有关专业研究生和高年级学生的学习用书。

本书的出版得到中山大学张宏达教授的关怀和广东高等教育出版社的大力支持;中山大学余世孝副教授、施苏华副教授等有关各章提出了宝贵意见,历届植物专业研究生在使用本书油印本

学习种群学时也提出了一些见解；谢庆健先生及罗虹老师清绘了插图；特致谢意！

本书内容不妥之处，恳请批评指正，以使再版修订时得以更正。

王伯荪

1993年3月11日于
广州 中山大学

目 录

前言

第一章 绪论	1
一、植物种群学的定义和名称	1
二、植物种群学研究的对象	2
三、植物种群学的内容	2
四、植物种群学与其它学科的关系	3
五、植物种群学发展简史	4
第二章 种群结构	8
一、种群数量	8
二、种群年龄结构	9
三、种群性比.....	15
四、基株与构件.....	17
五、种群密度.....	18
六、种群高度.....	19
七、种群盖度.....	23
八、种群多度.....	27
九、种群优势度.....	27
第三章 种群动态	31
一、生活周期.....	31
二、种群统计.....	39
(一) 生命表和生殖表	39
1. 表列生命表	39

动态生命表, 静态生命表	
2. 生殖表	42
3. 图解生命表	43
(二) 生殖价	48
(三) 生殖与生长间资源分配额	49
(四) 生存曲线和死亡曲线	50
(五) Leslie 矩阵与 Lefkovitch 矩阵	53
三、种群增长	57
(一) 世代重叠增长模型	58
1. 指数增长模型	59
2. 逻辑斯蒂增长模型	60
3. 崔启武-Lawson 增长模型	63
(二) 世代不重叠增长模型	65
四、种群波动	67
五、种群调节	72
(一) 密度相关与逆密度相关	73
1. 密度相关	73
2. 逆密度相关	76
3. 几种观点	77
Nicholson 的观点, Andrewartha 和 Birch 的观点, 综合的观点,	
(二) 自然稀疏	79
1. 自疏和他疏现象	79
2. 密度与植物个体重量的关系	81
第四章 种群分布	85
一、传播	86
二、分布与生境梯度	88
三、分布类型	90

四、分布格局	92
(一) 分布格局类型	92
1. 随机分布	92
2. 均匀分布	93
3. 集群分布	93
4. 嵌式分布	94
(二) 分布格局直观判定	94
(三) 分布格局模型	95
1. 二项分布	95
2. 普阿松分布	95
3. 奈曼 A 型分布	96
4. 负二项分布	97
5. Thomas 的双重普阿松分布	97
6. 带零的普阿松分布	98
7. 带零的对数分布	99
8. 普阿松-二项分布	99
(四) 聚集强度的测度	100
1. 丛生指数	100
2. 扩散指数	101
3. 负二项分布参数 k 及 $k-1$	102
4. Taylor 的幂法则	102
5. 平均拥挤	103
6. 聚块性指标	104
(五) 格局分析	105
(六) 分布格局测定的取样技术	110
(七) 频度与种群格局的关系	112
五、分布与适应	114
(一) 趋同适应	116

1. 生活型.....	116
2. 拟态.....	120
(二) 趋异适应	122
1. 生态型.....	122
2. 生态变种反应.....	126
3. 渐变群与生态渐变群.....	126
4. 生态种.....	128
第五章 种群生态	132
一、生态位	132
(一) 生态位定义发展概况	133
(二) 生态位宽度	135
1. 以 Simpson 指数的倒数为指数	135
2. Shannon-Wiener 指数	136
3. Hurlbert 指数.....	137
4. 相似性百分率.....	137
5. 加权生态位测度.....	138
(三) 生态位重叠	138
1. MacArthur 和 Levins 指数	139
2. 相似性百分率.....	140
3. Morisita 相似性指数	141
4. Hurlbert 指数.....	141
(四) 物种多度分布的生态位假说	144
1. 对数常态分布假说.....	144
2. 随机生态位边界假说.....	145
3. 生态位优先占领假说.....	146
(五) 与生态位有关的其它一些概念	148
二、种间关系	149
(一) 单惠共生	151

(二) 原始协作	153
(三) 互惠共生	154
1. 菌根	155
2. 固氮共生	157
3. 动物传粉	159
4. 喜蚁植物	161
(四) 捕食	162
1. 捕食类型	164
2. 捕食模型	170
(五) 非共生	175
1. 植物与分解者间的他感化学作用	176
2. 植物间的他感化学作用	177
3. 植物与草食者间的他感化学作用	179
(六) 竞争	181
1. 各种竞争定义	181
2. 竞争类型	183
3. 竞争发生部位	185
4. 获取竞争存在证据的方法	185
5. 竞争排斥原理	187
6. 竞争模型	189
三、种间联结	198
(一) 种间联结的概念	198
(二) 种间联结的测定	200
1. 数据整理	200
2. 种间联结的测试	202
(三) 种间联结图形表达	206
四、生态对策	210
(一) r 对策和 K 对策	211

1. r 对策者	212
2. K 对策者	213
(二) 两边投注对策	216
(三) 以胁迫和干扰程度划分生态对策类型	216
1. 竞争对策	216
2. 耐压对策	217
3. 杂草对策	218
第六章 种群遗传	219
一、种群遗传基础	219
(一) 等位基因及其频率	220
(二) 基因型与表现型	223
(三) 座位状态与杂合性	224
(四) 多基因遗传	225
二、Hardy-Weinberg 定律	226
三、亚种群	229
四、交配方式	231
(一) 随机交配	231
(二) 选型交配	231
(三) 近亲交配	233
五、突变	237
(一) 突变率	237
(二) 等位基因频率变化	238
六、基因流	239
(一) 迁移	239
(二) 杂交	240
(三) 渐渗杂交	241
(四) 多倍体	241
七、自然选择	242

(一) 概念	242
(二) 不同等级水平的选择	244
1. 配子选择	244
2. 合子选择	245
3. 组群选择	248
(三) 选择与突变	248
(四) 选择与基因流动	249
八、随机遗传漂变	250
(一) 遗传漂变的规律性	250
(二) 遗传漂变与突变	255
(三) 遗传漂变与迁移	255
(四) 遗传漂变与近交	256
(五) 有效种群数量	256
九、多基因性状分析	259
(一) 多基因性状类型	259
(二) 多基因性状变异分析	260
(三) 多基因性状座位个数估计	262
(四) 遗传力	262
(五) 利用亲属间相似性数据计算狭义遗传力	267
十、人工选择	268
十一、选择模式	271
第七章 种群进化	273
一、物种概念	274
二、生殖隔离机制	278
(一) 时间隔离	279
(二) 生境隔离	279
(三) 习性隔离	279
(四) 结构隔离	280

(五) 配子不亲和性	280
(六) 杂种不活	280
(七) 杂种不育	281
三、物种形成	281
(一) 遗传因素	282
1. 异域物种形成	282
2. 同域物种形成	283
3. 近域物种形成	283
4. 基因突变	284
5. 染色体突变	284
6. 杂种形成	284
7. 多倍体	286
(二) 生态因素	286
(三) 时间因素	287
(四) 植物与动物在物种形成上的差异	288
四、种群遗传与进化	288
(一) 突变与进化	289
(二) 重组与进化	289
(三) 选择与进化	291
(四) 遗传漂变与进化	292
五、进化模式	293
六、高级分类单位进化	293
七、协同进化	294
八、性状停滞	296
九、种群灭绝	297

附录

一、参考文献	299
二、名词、术语汉英文对照表	335

第一章 绪 论

一、植物种群学的定义和名称

植物种群学(Phytopopulology, Plant Populology)是关于植物种群研究的学科,是现代新兴起的一门自然科学。

地球上的生命表现为不同的组建水平,如众所周知的分子、细胞、个体、种群、群落、生态系统、生物圈等等。植物种群学就是在种群组建水平上来研究植物,也正如植物群落学是在群落水平上来研究植物一样,它也是植物学的一个分科(王伯荪,1989)。

关于种群研究的学科,盛行冠以种群生态学(Population Ecology)名称,应该说这是一个不很确切的名称。种群生态学的内容因不同学者观点不同而有不同的侧重点,或认为是关于种群及其与环境间相互关系或是其数值效应(numerical effect)(Silvertown 1982);或是研究生物种群的大小及其变化过程,特别是生物学变化过程(Begon 等 1981)。很明显,尽管种群生态研究应是种群研究的一个重要问题或核心,但它仍仅是种群研究的一个组成部分,也正如群落生态学(Synecology)是植物群落学(Phytocoenology)的一个组成部分一样,种群生态学不能概括种群学研究的总体。关于种群研究的学科应称为种群学(Populology),关于植物种群研究的学科应称为植物种群学(王伯荪,1989)。

因此,植物种群学与植物群落学一样,它们都是现代植物学的完全独立和平行的分支学科。

二、植物种群学研究的对象

种群(populations, species population)是植物种群学研究的对象,它是指某一特定区域内某个物种的所有个体的总和(Friederichs 1930),或者说一个种群就是在某一特定时间中占据某一特定空间的一群同种的有机体。

尽管种群学的许多基本原则完全适用于动物和植物两者,但动物种群和植物种群各自具有其独特之处,它们之间最重要的区别在于大多数动物是一个单位的有机体,是能够移动的,而大多数植物则是由许多子单位组成的有分枝的有机体,是固定而不能移动的,并且是以其构件(module)来调整其与环境间的相互关系。

种群虽是由同一个物种的许多个体集合而成的总体,但却并非是一个物种的个体的简单组合。它是物种群体的特殊集合,具有其独特的性质、结构、以及个体间及其与环境间的密切关系,特别是具有自动调节能力以适应环境的变化。因此,在某种意义上来说,种群既反映了构成它的个体的特性,也反映了由它所构成的群落的特性,它既是物种存在的形式,又是群落的基本组成。种群学的研究既有助于个体研究的深化,又是群落和生态系统研究的重要基础。

三、植物种群学的内容

植物种群学研究的基本内容是种群结构、种群分布、种群生态、种群动态、种群遗传以及种群进化等。

植物种群学研究当前较为突出的问题是:种群大小和密度的变化,或者说为什么种群个体数量会随时间和空间而变化;种群的种内和种间的相互作用,也就是为什么生物的种内和种间会存在

着错综复杂的生态关系；旧种分化为新种的自然选择和适应，也就是为什么生物种在地球自然发展历史中会不断地进化发展。

因此，植物种群学研究无论在理论上或是在实践上都具有重要意义。种群学研究涉及种群的数量及其变化，涉及种群调节数量动态规律，是个很复杂的基本理论问题，同时又与许多实践问题密切相关，因此，种群学研究与农、林、牧、资源开发利用和保护以及群落和生态系统研究等有极其密切的关系。

四、植物种群学与其它学科的关系

植物种群学是在种群组建水平上进行植物学研究，它与一个地区植物有机体的种类及其分布、数量有关，可以在静止情况下描述一个植物种群，也可在动态情况下评价引起种群的组成、分布或数量变化的生物和物理等因素。它是现代植物学的一个主要组成部分，是从个体到群落或生态系统的一个联结枢纽，是一切个体的归宿，又是群落与生态系统的基本单元。因此，植物种群学与植物学的其他分科诸如植物分类学、植物区系学、植物地理学、植物遗传学、植物生态学、植物群落学等都有密切关系，同时也是研究生态系统的基础性学科。

目前以种群为研究对象的学科纷纷兴起，并冠以不同的学科名称，如生态遗传学(Ecological Genetics)、种群生物学(Population Biology)、进化生物学(Evolutionary Biology)、进化遗传学(Evolutionary Genetics)、达尔文生态学(Darwinian Ecology)等等，它们在某种意义上或某种程度上都与种群学密切相关，或可说是种群学的部分内容，均属于种群学的范畴。

植物种群学与其他学科的关系，除不同组建水平的植物学分科各领域外，最密切的无疑是数学生态这一边缘学科。种群或种群生态是涉及种群及其与环境相互关系的数值效应，或者说是研究

种群数量及其变化过程,那么就不可避免地涉及数学和数量问题,可以说种群学的发展与数学的引入密切相关,数学论述能揭示出新型的关系和进程,进而提供一个更灵活的理论以解释原来模糊的现象。另一方面,数学生态学的发展也与种群学的发展密切相关,两者在某种意义上是相辅相成的和交叉发展的。但是,也正如 May(1976)所指出的“建立动植物种群数学模型的一个主要目的,是在于理解各种生物的和物理的相互作用如何影响各种生物的动态。因此,注意力集中于方程式中的生物学意义,而非其数学细节,否则,将会有只见数学的树木,而不见真正的森林的危险”。

五、植物种群学发展简史

种群学虽是一门新兴的学科,但其基本思想可远溯至 18 世纪末,马尔萨斯(Malthus 1798)发表的《人口论》中所提出的自然界的人和生物种都有其数量变化规律的观点。并认为“环境容量决定了种群数量(size)”,达尔文(Darwin 1859)在《人类的起源》一书中,以生物种群的“人口论”来解释自然选择,他认为“种群对于环境的适应是自然选择造成的”。哲学界也重视人口论,恩格斯高度评价了人口论的观点,认为“自然界中的有机体也有自己的人口规律,不过这种规律还没有完全被研究过,而证实这种人口规律,一定对物种进化的理论有决定性意义”(Engels 1970)。

19 世纪前期,荷兰学者 Verhulst(1838)为表述特定环境中种群个体消长动态,提出了第一个有关种群增长的数学方程,即逻辑斯谛方程(logistic equation)。20 世纪初期, Pearl 和 Reed(1920)也提出了相同的方程式; Lotka(1925)和 Volterra(1926)则分别就描述两个种群间的竞争关系,提出了数学模型,即 Lotka—Volterra 方程。后来, Gause 等(1935)关于生命斗争的数学理论的实验,和 Volterra 等(1935)关于生物群落的理论分析等论著,使种群动态