

动物生态学

下 卷

[日] 伊藤嘉昭 著

科学出版社

内 容 简 介

本书是日本近年来的一部动物生态学理论新著，以种群生态学为基础，讨论到群落生态学和生态系统生态学。特别是有关种群增殖、扩散迁移、密度效果、天敌作用、社会关系、种间斗争、种群生产、群落结构等各方面都详尽地介绍了世界上对该问题的研究动态及其数学模型，是一部生态学理论上较全面和深入的著述。本书分上、下两卷出版。

本卷主要内容有：食者和被食者（续）、社会关系、栖息区域和种间斗争、种群的生产、生物群落中的动物、群落结构论等。本书可作为科研、生产和培养干部方面的基础理论书籍。

伊藤嘉昭

動物生態学

—— 下 卷 ——

古今書院，1975

动物生态学

（下卷）

〔日〕伊藤嘉昭 著

张志庆 刘文惠 译

张竞千 校 孙儒泳 审

责任编辑：谢仲屏 彭小幸

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982年6月第一版 开本：787×1092 1/32

1982年6月第一次印刷 印张：7 $\frac{1}{2}$ 插页：1

印数：0001—5,900 字数：170,000

统一书号：13031·1845

本社书号：2505·13—10

定价：1.20 元

目 录

第Ⅶ章 食者与被食者 (续)	1
第1节 多食性食者	1
第2节 逃跑现象	8
第3节 食饵的选择	15
第4节 疾病	25
第5节 拟态——捕食和进化	36
第Ⅷ章 社会关系——高等动物的种群动态	47
第1节 旅鼠的大发生	47
第2节 适应性群体	54
第3节 温带鼠类种群	59
第4节 领域制	63
第5节 等级制	69
第Ⅸ章 栖息区域和种间竞争	74
第1节 栖息区域	74
第2节 竞争排除原理	81
第3节 Hutchinson 的两个例外	87
第4节 对竞争排除原理的批判	89
第5节 竞争分化理论	93
第Ⅹ章 种群的生产	100
第1节 历史	100
第2节 Ivlev 和苏联水生生态学家们	106
第3节 个体的物质生产	111
第4节 野外种群的物质生产	117
第5节 摄食量和呼吸量的变化	125
第Ⅺ章 生物群落中的动物	130

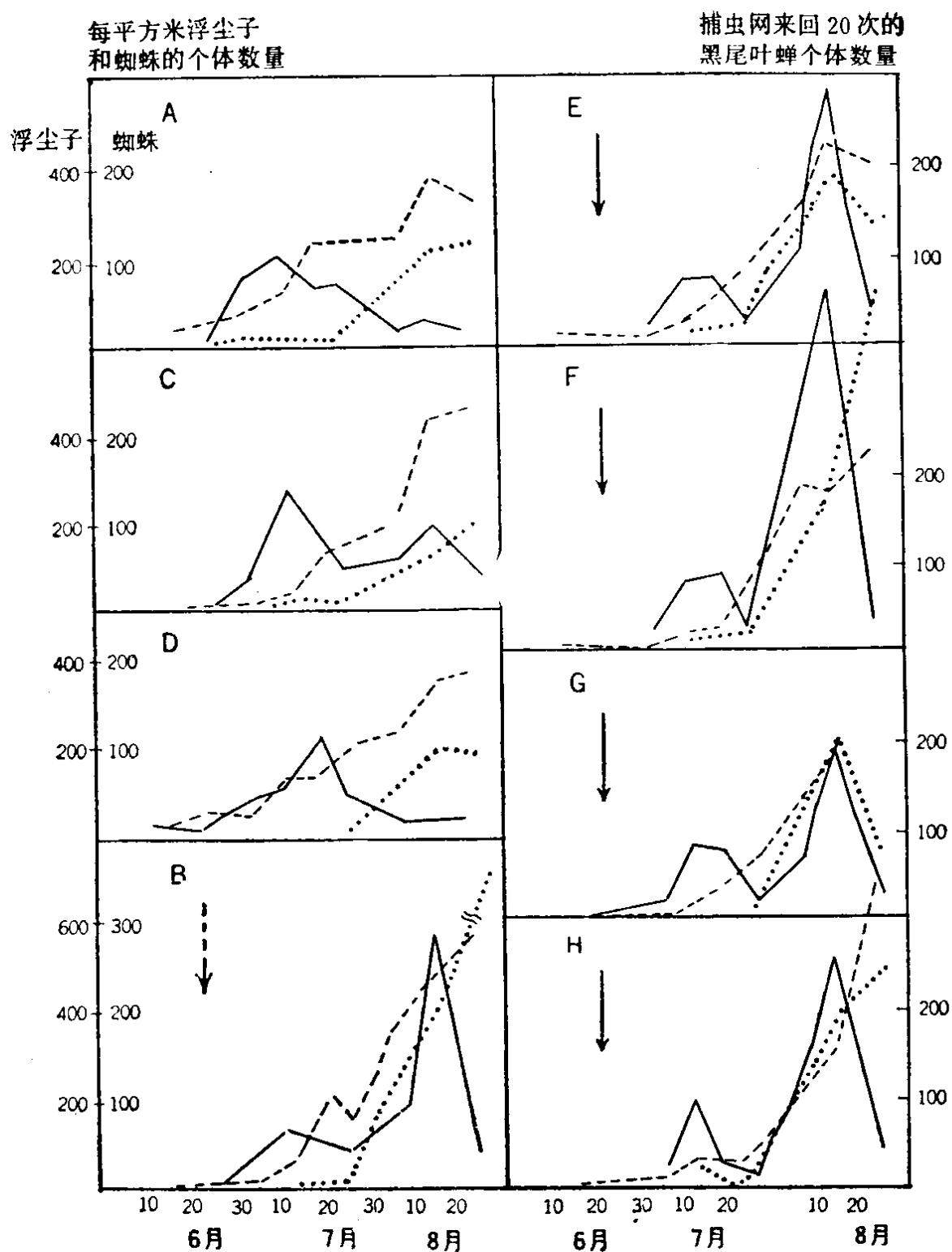
第1节	生物群落和生态系统·····	130
第2节	地球上的初级生产·····	132
第3节	初级生产的模型·····	137
第4节	植食动物的作用——陆水生态学·····	143
第5节	陆地生态系统中的植食动物·····	146
第6节	在生态系统中的植食动物·····	152
第7节	群落中物质的浓缩——环境污染生态学·····	154
第XII章	群落结构论·····	164
第1节	复杂群落和单纯群落·····	164
第2节	种数和个体数的关系(1)·····	168
第3节	种数和个体数的关系(2)·····	177
第4节	面积和种数的关系·····	179
第5节	群落的复杂度·····	183
第6节	实例·····	188
	引用文献(上、下卷)·····	191

第VIII章 食者和被食者(续)

第1节 多食性食者

为防除稻作害虫，战后大面积地散放农药。因此，蝗虫及其他许多害虫明显地减少了。可是二化螟危害情况虽然有所减轻，但是聚集在预测发生用的诱测灯下（光源强度特地做成同战前相同）的成虫数，却有所增加。而浮尘子和飞虱类近年来却有逐渐增多的趋向。以农林省为主进行的一系列调查结果表明，造成这种状况的原因，大体归结为三点：第一是因早植和多肥栽培，使寄主植物（对虫而言）营养条件改善（平野，1971），第二是害虫对药剂的抗药性提高（Ozak 等，1969），第三是天敌的减少。在这些原因中间，天敌的减少是夏秋之间浮尘子和飞虱类多次发生的主要原因（小林，1961；Itô, Miyashita及 Sekiguchi, 1962）。

图Ⅶ-1 是伊藤等（1962）在千叶县乡间的水田内调查的浮尘子类〔主要是白背飞虱（*Sogatella furcifera*）和黄背飞虱（*Paodelphax striatellus*）〕、黑尾叶蝉（*Nephotettix cincticeps*）和蜘蛛类〔较多的是食虫瘤胸蛛（*Oedothorax insecticeps*）、黄褐新圆蛛（*Neoscoma doenitzi*）、拟日本管巢蛛（*Clubiona japonicola*）〕的个体数量的变化。要是看一看图中无防治区的三个例子（A, C, D），就可以看到浮尘子类的个体数量，在7月10日出现一个高峰，每平方米达到200头左右，随后减少，8月初再次出现一个小峰。但是在



图Ⅴ-1 实线为1605防治区 (E-H) 和无防区 (A-D) 的浮尘子；点线为黑尾叶蝉；虚线为蜘蛛类的个体数量变化 (Itô, Miyashita and Sekiguchi, 1962)。浮尘子和蜘蛛类的调查，用1平方米的方形区法，黑尾叶蝉的调查用网捕法。箭头为1605（每100平方米5毫升烟雾）处理，B图的虚线箭头为六六六散布

综合防治区的4个田块内（E—H）和无防治区内，以及散布六六六的B区内，虽然在7月10日都出现一个低峰，但是在8月10日产生了一个比7月明显高的高峰。稻黑尾叶蝉只在8月底出现高峰，而其高峰的高度明显地高于施药田。浮尘子和飞虱都因施药而变得多了。在调查过的水田中，浮尘子和飞虱的天敌，有寄生于浮尘子的一种镰蜂和几种头虻、水蝇、及其他几种捕食性半翅目、蜘蛛及蛙等，其中最多的是蜘蛛类。蜘蛛类的密度在施药期间，每平方米约有20头，它们在7月中旬，每平方米大小混在一起达100头。不过，在施药田中，一旦蜘蛛被杀死8—9成之后，则到8月为止，赶不上未施药田的密度。这些蜘蛛中，由于多数是体长为5—6毫米的小型种，一天约吃2头飞虱成虫（小林，1961），因此天敌的减少，可能是如图所示的浮尘子、飞虱类增加的重要原因。

图Ⅶ-2 上图的纵座标为黑尾叶蝉的个体数量，横座标为前一次调查时蜘蛛个体数量。由图可见，即使在施药田内，也表现出蜘蛛个体数量比较多的田块中，飞虱就少，而在未施药田中，蜘蛛少的田中，飞虱就多。在浮尘子的增加或减少率（上次调查的个体数比这次的个体数）中，也可看到同样的负相关关系。小林（1961）把各种个体数的蜘蛛和黑尾叶蝉，放在大型网袋内饲养，经一定时期后，得出飞虱个体数对蜘蛛个体数的对数值，是极高的负相关，因此在施药田中的浮尘子和飞虱的增加，主要是蜘蛛的减少和它回升很慢的缘故。

反之，试把蜘蛛个体数的增加率¹⁾与每一头蜘蛛捕食浮

1) 若取 N_{t+1}/N_t ，增加时可达无限大，减少时，到零，当 $N_{t+1} = N_t$ 时，就得1，故可取 N_{t+1}/N_{t-1} ($N_{t+1} > N_t$)， $N_t/N_{t+1} - 1$ ($N_t > N_{t+1}$)。在这种情况下，若 N_{t+1} 为 N_t 的2倍，就成为1，若是一半的话，就为-1，相同则为零。另在伊藤等原图中不减1。

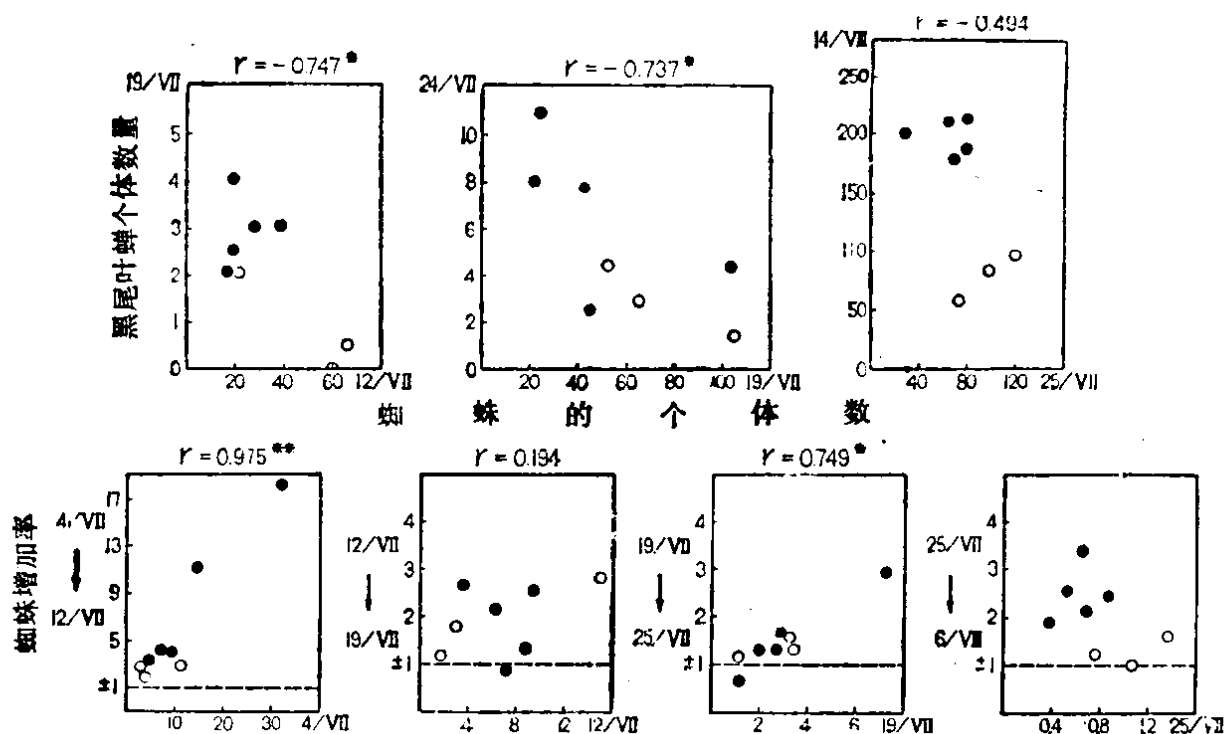


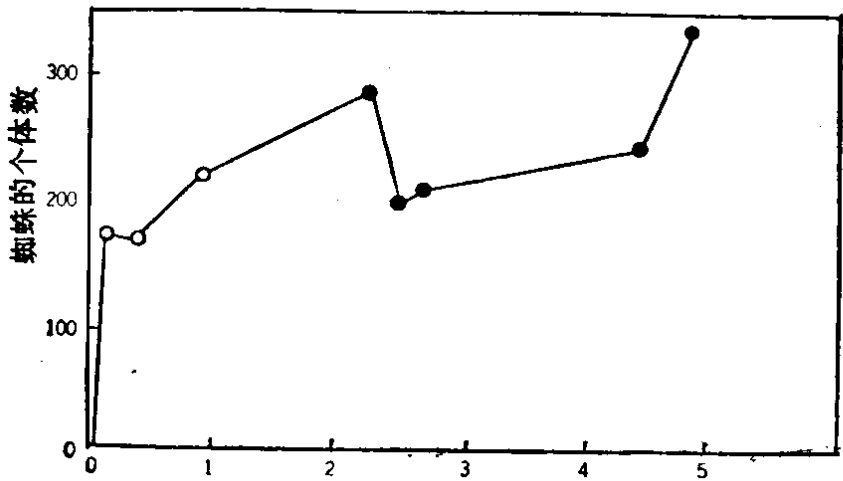
图 VII-2 上图：黑尾叶蝉个体数量和前次调查时蜘蛛个体数量的关系

下图：每头蜘蛛捕食浮尘子、飞虱个体数量和蜘蛛增加率的关系

黑圈为图 VII-1 的施药田，白圈为未施药田， ± 1 表示2次调查的个体数量不变。（据 It3 Miyashita 及 Sekiguchi, 1962 描绘）

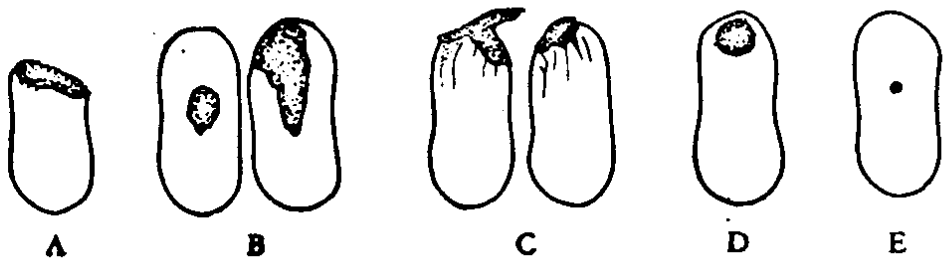
尘子和飞虱个体数量的关系作成图，那么，到7月19日为止，作为食饵的浮尘子、飞虱的密度和蜘蛛的增加率之间成正相关系（图VII-2，下图）。这就是说在食饵多的田块内，蜘蛛迅速增加，换言之，蜘蛛个体数量的增加与密度有依存性，当然，蜘蛛的食饵不只是浮尘子和飞虱，因此这种相关值常常不一定很高。图VII-2的情况是相关最低的7月12日，是如蚊和蝇类那样的作为蜘蛛食饵的昆虫的最多时期。可是到7月底（右图）的相关逆转不是如此，为什么呢？因为这时期可成为小型蜘蛛食饵的昆虫，几乎仅仅是浮尘子和飞虱。图VII-3是由最后的网捕结果和蜘蛛的方形区法调查结果而绘出的图，其中蜘蛛个体数量在浮尘子、飞虱类虫口密度低的范围内，随着密度而上升，超过某种密度时，则上升率就降低，即所谓饱和型曲线。这个事实表明，在浮尘子、飞

虱类密度不高的情况下，蜘蛛捕食效果是具有效作用的，然而，由于其他原因，浮尘子类的密度，一旦超过某种范围，开始增加时，对已经是世代数不多、活动力小的蜘蛛来说，则无力追及。



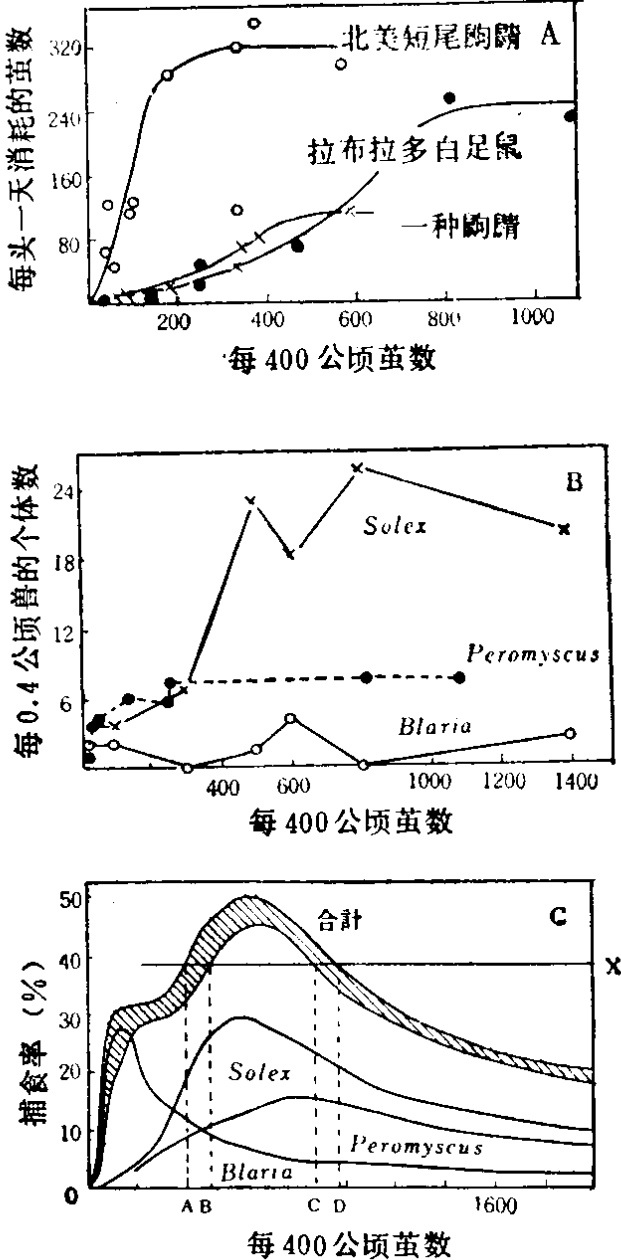
图Ⅶ-3 每头蜘蛛捕食的浮尘子、飞虱个体数与蜘蛛的个体数的关系。
秋天可以看到这样的饱和型曲线。(Itô, Miyashita & Sekiguchi, 1962)

加拿大的 Holling (1959a) 调查了小动物对危害松叶的害虫松锈锯角叶蜂越冬茧的捕食效果。小动物在叶蜂茧上打开一个不同于叶蜂自身羽化孔和寄生蜂羽化孔的特殊形状的孔，进行捕食（图Ⅶ-4），主要的小动物有食虫目鼯鼠科



图Ⅶ-4 松锈锯角叶蜂(*Neodiprion sertifer*) 茧的状况和死亡原因。
A: 松锈锯角叶蜂的羽化孔， B: 捕食性昆虫的捕食痕迹，
C: 啮齿类、食虫类的捕食痕迹， D: 寄生蜂 *Aptesis basizon* 的羽化孔， E: 寄生蜂 *Dahlbominus fuscipennis* 的羽化孔 (Nikla 和 Franz, 1957 描绘)

的北美短尾鼯鼠 (*Blarina brevicauda*) 和另一种鼯鼠 (*Sorex civerens*) 以及拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*), 因为捕食痕迹的形状不一样, 所以 3 种小动物属哪一种捕食是可以区别的。在此, Holling 在森林地内, 置一方形框取土, 分出陈旧的茧来, 调查捕食率。此外, 在森林内设置许多陷井, 也推测出了捕食者的密度。



图Ⅴ-5 三种啮齿动物对松锈锯角叶蜂的捕食效果(Holling, 1959a)

A 为机能反应, B 为数量反应, C 为A和B的综合反应。见本文。

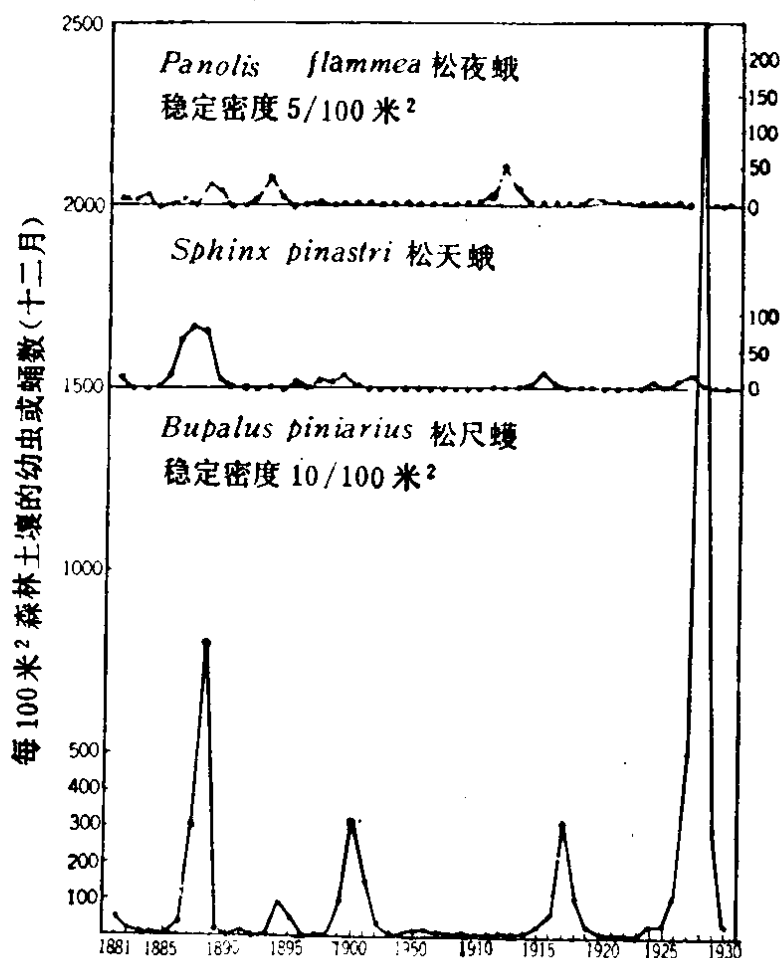
Solomon (1949) 把捕食者或寄生者对食饵或寄主密度的反应，分为二类，第一类是数量反应 (numerical response)，第二类是机能反应 (functional response)。所谓数量反应，是指因食饵 (寄主) 密度的变化，对捕食者 (寄生者) 密度有什么变化，图Ⅷ-3 和图Ⅷ-5 B 就表示了这种情况。所谓机能反应，是指每一头捕食者 (寄生者) 对食饵 (寄主) 密度的捕食 (寄生) 数的关系 (图Ⅷ-5 A)，这是在前章中 Ivlev 和 Holling 及蜡山 (Royama) 的模型中处理的现象。可是在前章所示的任何公式，都是单纯饱和型曲线，对此，引人注目的是图Ⅷ-5 A 的 S 型曲线 (参照 220 页)。就图Ⅷ-3 蜘蛛而言，数量反应主要取决于增殖。相反，图Ⅷ-5 啮齿类可认为主要取决于移动。任何一种状况，对食饵密度来说，捕食者的密度是有上限的。

捕食者对食饵密度的综合反应，用数量反应和机能反应的相乘效果表示，即用现有的茧中，哪一个被该种所捕食来表示。将此用百分比的形式表示之，如图Ⅷ-5 C，X 表示在其他因素不变时，作为食饵的松锈锯角叶蜂增殖率为 1 的捕食率。超过 1 的捕食率，则食饵的种群会一代一代地减少。食饵密度少于 A 时，捕食率因低于繁殖率，故种群增加。这种增加，在食饵密度 B 时，转变成减少，故食饵种群，一般与捕食者的密度有依赖反应，而在 A 和 B 之间变动。

在此，假设因合适的气候或森林采伐等外界条件，食饵密度会很快地超过 D。捕食率会随食饵密度的增加而降低 (当然捕食量最后会继续增加)，食饵已经不再受捕食者有效地控制了。

第2节 逃跑现象

捕食者活动上限的存在，有力地说明昆虫的所谓渐进大发生(gradation, Gradution)。渐进大发生一旦开始增加，种群密度就有从几个世代，有时经十多个世代连续增加的现象。德国森林害虫就是一个很好的例子（图Ⅶ-6）。大发生的变动幅度很大，在松尺蠖（*Bupalus piniarius*）的高峰时的密度，往往超过平均密度的一千倍以上，达到最低密度的一万倍以上。众所周知，大发生的起因是由于松尺蠖从卵期一直到中龄幼虫（7月—9月）及越冬期高温的缘故，密度

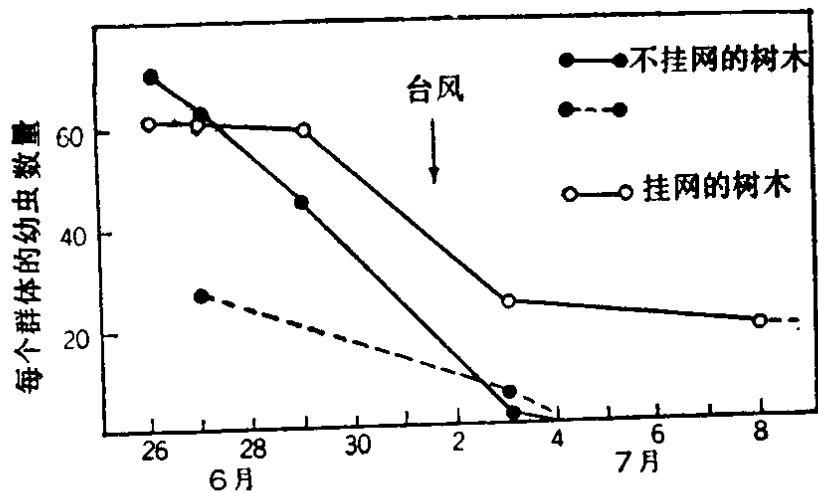


图Ⅶ-6 德国中部松林中，松夜蛾、松天蛾及松尺蠖个体数量的消长
〔伊藤，1957，原资料 Schwerdtfeger, 1935〕

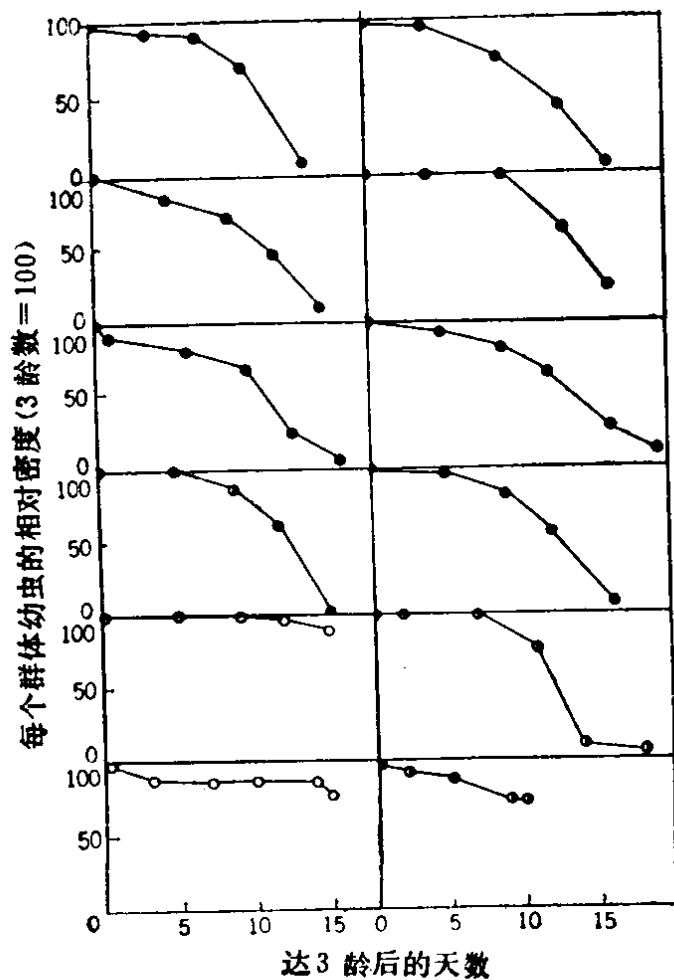
上升过程，远远不是连续的。在密度上升的过程中，若遇到不断的低温等，就出现使密度减少的气候条件，但密度一旦超过某种范围（临界值），稍有一些不适的气候已不能阻止密度上升。荷兰的 Voûte (1946) 指出，害虫在通常密度下，受多种多食性捕食者的控制，而在特殊情况下，当密度超过某种高度时，繁殖就会变慢，个体捕食量也受到限制的多食性捕食者，没有能力控制其增加，这种现象称为种群摆脱天敌的逃跑现象 (escape, Entweich)。

逃跑现象的著名例子是战后从美国侵入日本的美国白灯蛾 (*Hyphantria cunea*)。伊藤、宫下 (Itô 及 Miyashita, 1968)，伊藤、柴崎、岩桥 (Itô, Shibazaki 及 Iwahashi, 1969) 对这种害虫的种群动态，连续研究了好几年。这种虫的卵和若龄幼虫的死亡率，从生命表来看，与其他鳞翅目相比是非常低的（到3龄为止，平均为50%）。另一方面。老龄幼虫的死亡率则很高，达96—99.9%。伊藤等用直接观察法、挂网调查、巢箱放食饵记录等方法，确认美国白灯蛾的老龄幼虫期死亡的主要原因，其第一世代是由于四十雀、麻雀、棕鸟等小鸟类的捕食，其第二世代是由于梨长脚胡蜂捕食的结果（图Ⅶ-7, 8）¹⁾，可是，把达到三龄幼虫数的对数作横座标，未被捕食而达到前蛹期数的对数作纵座标描绘成图时，就可以看到第一世代与第二世代一起如同图Ⅶ-9那样，成直线关系。用最小自乘法将第一、二世代作为密度求回归式，得 $\log N_{PP} = 1.953 \log N_{L_3} - 5.218$ （式中 N_{L_3} 为三龄幼虫数， N_{PP} 为前蛹数）。如同《种群生态学研究法》第七章解说的那样，当回归直线的角度 b 是1的时候，从三

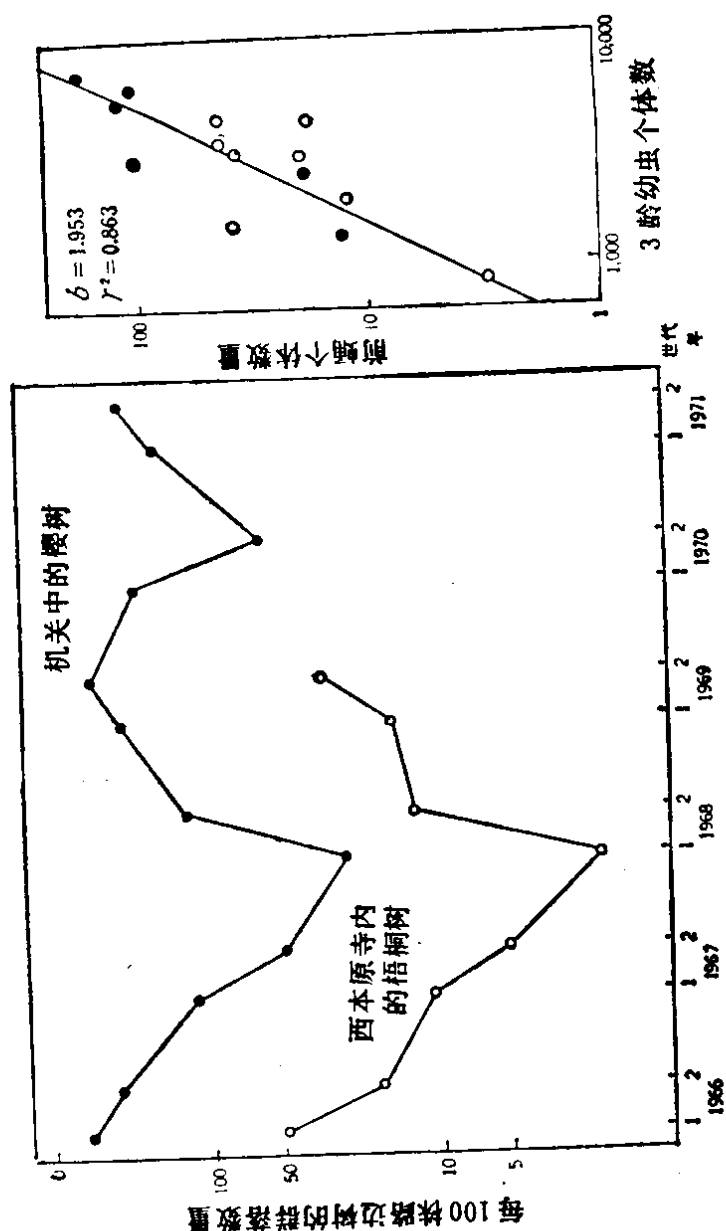
1) 由此而得到一个启示，即美国白灯蛾在日本不成为森林害虫，而只限于是城市路边树和庭院树的害虫，原因大概也在于多食性捕食者的种类和密度。



图Ⅶ-7 挂有大网（梨长脚胡蜂能进，而鸟不能进）和不挂网的树上，美国白灯蛾幼虫（三龄以后）数量的变化，只是台风时幼虫落地、爬出网袋而减少。（Itô及 Miyashita, 1968）



图Ⅶ-8 美国白灯蛾第二世代幼虫数量变化。
●—●不挂网的树木，
○—○挂大网的树木，
○—○挂长脚胡蜂不能进的细网的树木。比较便利地把达到3龄幼虫数换算为100，以达到3龄所需的日期为零进行换算。半黑圈区的个体数的减少与黑圈区大体一样，第二世代不是小鸟的重要作用，而80—90%的死亡与梨长脚胡蜂有关。（Itô及 Miyashita, 1968）

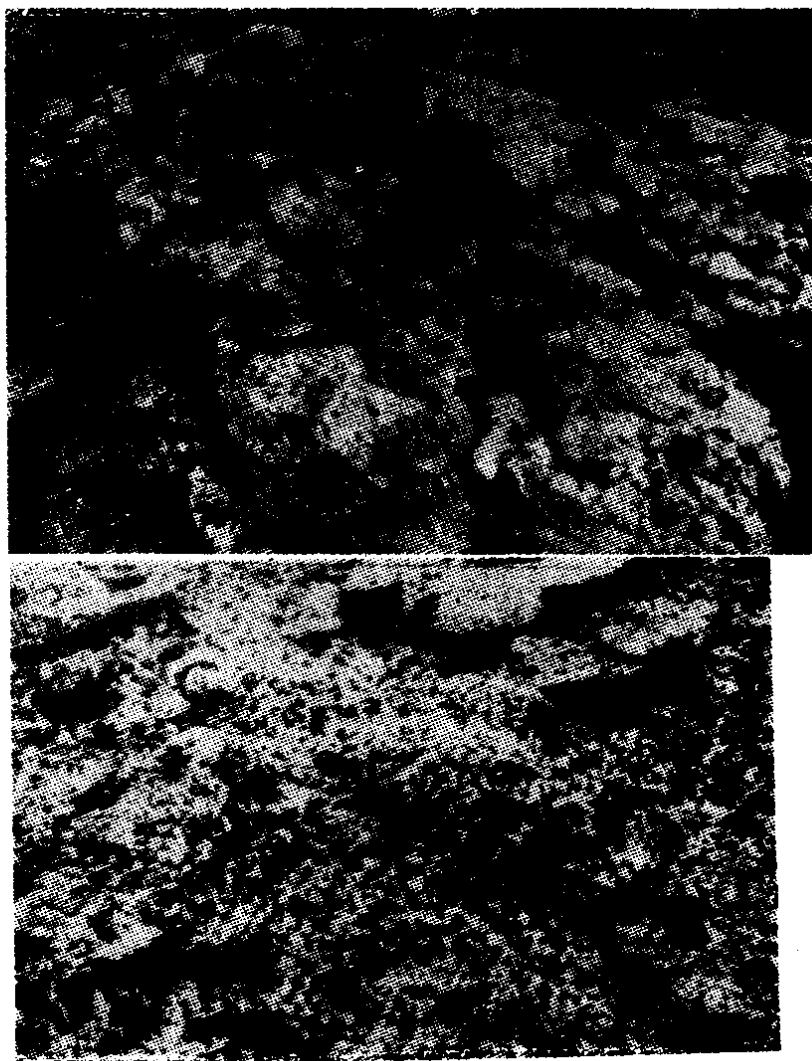


图Ⅸ-9 左图为美国白灯蛾 (*Hyphantria cunea*) 的个体数量变动, 黑圈为每100株机关路边樱树的幼虫数, 白圈为每1,000株寺内路边梧桐树的幼虫数。
右图为美国白灯蛾老熟幼虫期的死亡特征。纵座标为逃脱鸟和长脚胡蜂的捕食而达到前蛹的密度。横座标为3龄幼虫密度(对数刻度), 黑圈表示机关中, 白圈表示西本原寺调查地点所得数据。(Itô, Shibasaki 和 Iwahashi 1969 绘)

龄到前蛹的平均死亡率看来, 不因密度而变化。在这种情况下, 角度 b 大于 1 的话, 死亡率表示与密度成反比。事实上, 三龄幼虫数为 1,000 时, 前蛹数是 4 头, 死亡率实际达 99.6%, 而三龄幼虫数为 10,000 时, 前蛹数为 394 头, 死亡率为 96.1%。这表示小鸟和梨长脚胡蜂类的增加赶不上美国白灯蛾的增加。没有足够的证据说明小鸟和梨长脚胡蜂通常能很好地控制美国白灯蛾的密度。但是, 不知是什么原因, 美国白灯蛾增加到某种程度以上时, 美国白灯蛾越增加, 这

类天敌的效果则越减少。美国白灯蛾个体数量变动（图Ⅶ-9左）表示渐进大发生型的原因之一，可认为就是“逃跑现象”。

战后在太平洋的几个地方，长棘海星（*Acanthaster planci*）大发生了，它破坏了造礁珊瑚；引起了很大面积的珊瑚礁的死亡。海星的大发生首先从关岛开始，遍及澳大利亚的大堡礁的北半部，塔希提岛，菲律宾的一部分，冲绳本岛的四周。海星本来并不是个体数那么多的生物。它达到了一个很好的潜水员一天可采集几百个那样的程度。大发生的情势属渐进大发生型，长达10年之久。与此同时，破坏了珊瑚礁的海星的种群还会逐渐移向新的珊瑚礁（图Ⅶ-10）。



图Ⅶ-10 上图：破坏珊瑚礁的长棘海星（*Acanthaster planci*）及被破坏正在崩溃的冲绳珊瑚礁。（琉球大学理工学部西平守孝博士摄）

澳大利亚的 Endean 创立了关于海星大发生的有意义的学说。他研究了有哪些因素与海星的繁殖和生存有关，以及这些因素最近出现那些变化。就大保礁而言，水温、海流、化学物质等都没有变化。海星排出数万个卵，而这种卵和幼体为珊瑚礁的鱼类所捕食，可是它们最近并没有减少的迹象。当发育到成体并固定在珊瑚礁以后的海星，几乎没有天敌，只有法螺 (*Charonia tritonis*) 专门捕食大型海星。成熟的法螺分泌出特殊的液体，溶化海星的外皮，然后才捕食。假若认为在海星大发生前后有什么变化的话，那就是这种法螺。这种贝因高价卖给游览旅客，故捕获盛行，因而数量大减。Endean 等认为，由于人们乱捕法螺而破坏海星和法螺自古以来的平衡，于是，海星就逃避开只是捕食发育期约需10年的法螺的捕食。澳大利亚政府根据他们的劝告，在大保礁一带，禁止捕捉法螺。

Endean 的这种学说，在昆虫范围内只不过是一种没有充分证据的假说，有相当多的学者不太相信这种说法。但是在日本也可以看到法螺捕食海星的事。如果这种说法是真实的话，则它们在自然界多食性捕食者的作用特征，即在低密度平常状态下是极有效的，可是，是些什么原因，食饵种群一旦大发生，不论是在自然中，还是人工放养，都真实地表示出追不上食饵种群增加的特征。

多食性捕食者总是追不上食饵种群的增长，而容许后者“逃跑”，原因是下列几点。

(1) 比食饵种群的发育期要长，每单位年月的世代数少（例如旅鼠和狐狸，蚜虫和瓢虫）。

(2) 繁殖力也比食饵种群低（例如同上及昆虫和小鸟等）。

(3) 捕食者密度一旦上升，则产生同类残杀（例如对