

种群动态

〔英〕 M. E. 所罗门 著



科学出版社

种群动态

〔英〕M. E. 所罗门 著

王家骏 译

孙儒泳 校

科学出版社

1982

内 容 简 介

本书介绍了种群生态学中的一些核心问题,如种群的特点、种群动态的各个方面、种群的增加与降低、种群的波动与调节、种群的相互作用、植物种群动态,以及经济和社会种群问题。不仅介绍了理论知识,在生产上也有一定实践意义。

M. E. Solomon

POPULATION DYNAMICS

Edward Arnold, 1976

种 群 动 态

〔英〕 M. E. 所罗门 著

王家骏 译

孙儒泳 校

责任编辑 高 庄

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 8 月第 一 版 开本: 787 × 1092 1/32

1982 年 8 月第一次印刷 印张: 3

印数: 0001—6,200 字数: 55,000

统一书号: 13031 · 1957

本社书号: 2657 · 13—10

定 价: 0.50 元

总 序

当前要使一本教科书既能概括整个生物学领域，又能充分反映其最新成果，这已经是不再可能的了。同时，中学和大专院校的师生们还需要掌握这个学科的最近动向和了解哪些领域有了重大发展。

为了满足进一步探求这些知识的需要，几年来我们生物研究所主持编辑了这套小丛书，题目由专门编辑小组精心选定，并受到中学和大专院校师生们对这套小丛书的热情欢迎，这就表明这套书的选题范围，特别是在研究方面和观点的进展方面，以及阐述简明而内容新颖，对读者是具有实用价值的。

这套小丛书的特点是注意研究方法，并尽可能为实际工作提出建议。

作者和本研究所主管教育负责人欢迎读者批评。

生物研究所 伦 敦

1976

第二版序言

不管损耗和繁殖的限制，在特定地区一种动物和植物能维持多少数量？多度变化的原因是什么；如果有的话，它们的影响与种群密度的关系如何；它们如何影响幼体到成体的比例？为什么有的种群稠密，有的稀疏？如何能精确地表示在竞争、捕食或种群稳定之间的关系？这类问题构成了种群动态的问题。除了理论上的重要性之外，对于害虫、杂草和有害动物的控制，对于家畜和作物的科学管理，对于渔业有用资源的利用，对于农村植物区系和动物区系的保护，以及对于人类种群变化的认识(和控制?)的问题，也是重要的。

同事们对早期版本中的一些段落的批评，我是感激的。他们是哈珀(J. L. Harper)教授、米尔索普(F. L. Milthorpe)教授、巴克(K. Bakker)教授、安德森(F. Søgaaard Andersen)博士、范埃姆登(H. F. van Emden)博士、登普斯特(J. P. Dempster)博士、赖特(E. N. Wright)先生、辛格(M. C. Singer)博士、比弗(R. Beaver)博士和所罗门(M. G. Solomon)博士。我为著者和学会在各种图表中的资料和实例而感谢他们，并谢谢允许我使用这些材料的书籍出版者。

M. E. 所罗门

1975

• iii •

目 录

1	种群的特点	1
1.1	什么是种群?	1
1.2	种群研究包括些什么?	4
1.3	数量、散布和密度	5
2	种群动态的各个方面	7
2.1	什么是种群动态?	7
2.2	种群动态中的问题	8
2.3	理论和现实	9
2.4	种群动态在生态学中的地位	11
3	种群机能: 增加与降低	13
3.1	增长力	13
3.2	死亡率	14
3.3	散布	18
3.4	估算增长率	18
3.5	种群增长曲线	22
4	种群机能: 波动和调节	24
4.1	多度的波动	24
4.2	调节和密度的依赖过程	27
4.3	因素、过程和密度关系	32
4.4	非调节的过程	33
4.5	三种基本密度关系的比较	36

4.6	密度依赖形式	38
4.7	调节应该是种群研究的中心论题吗?	40
5	种群相互作用	42
5.1	相互作用的类型	42
5.2	捕食者和被捕食者,或寄生者和寄主之间的相 互作用	45
5.3	作为波动原因的延迟反应	51
5.4	高等动物间的竞争和自身调节	52
5.5	种群和环境	55
6	植物种群动态	59
6.1	植物种群和动物种群之间的相似和差异	59
6.2	密度效应和植物间的竞争	60
6.3	植物种群的调节	65
7	经济和社会种群问题	68
7.1	作物种群	68
7.2	有害动物种群	69
7.3	害虫的生物防治	71
7.4	现代杀虫药剂的效果	74
7.5	综合防治和害虫管理	75
7.6	作为捕食者的人类	77
7.7	驯化动物种群	78
7.8	人类种群	80
	习题	85
	译后记	88

1 种群的特点

1.1 什么是种群?

我们都使用“种群”(population)这个词汇,可能正是由于这一点,而不易得出一个严格而清晰的定义。通常,种群被理解为同一种生物的群[尽管有时我们会遇到“混种种群”(mixed-species population)这一短语]。由于地理和地形的屏障(如在一个岛屿上,或在一个湖泊里,或在一块单独的石头下),或者依据研究者挑选的某种界限,譬如说,他可以考虑一个特定果园里的幼蛾或一个特定溪谷里的青蛙,一个群常常与同种的另一个群有某种程度的分隔。

有些种群隔离明显,界限清楚,例如偏僻岛屿上的蜥蜴种群就是这样。有些种群由于长期和同种的别的种群完全断绝交往,已经逐渐与本种其它部分形成形态上的差异。例如在埃格(Eigg)岛、穆克(Muck)岛、艾莱(Islay)岛和吉加(Gigha)岛诸岛上的短尾鼯(short-tailed vole)就具有不同形态,已被鉴定为亚种。很多动、植物为一种镶嵌分布,即以不规则的群和间隙的格局存在。如果间隙很宽,就可以把群当作种群来对待。

当然,群可能只是暂时的隔绝。每一棵生虫的卷心菜和

每一块卷心菜地短期内似乎都有它自己的卷心菜蚜虫种群。但首先这种群体的安排是依靠由风移居到植物上的有翅蚜虫进行的。接着，随着每个群体的增大，它产生有翅的个体，这些个体作为可能的开拓者而依次飞向天空。不仅本地的群体是暂时的，它们有翅的后代还和其它群体来的蚜虫混杂在一起。

有些动物漫游时，倾向于结群而行，象鱼群和蝗群那样（图 1-1）。如果这样的群生存很长时间，将和同种的其它群混合，这种假设是成立的。

要是我们了解到某一地区的种群已和同种的其它种群隔离了很长时间，它似乎适合作为一个整体来研究，但这可能行不通。我们可以把注意力局限在特定的溪谷或林地那一部分，我们可称这部分为选定地段的“种群”，但我们必须记住，其假定的边界并非是一个绝对的屏障，还应努力估计个体离开或进入该研究地区的速率。当我们着手估计该种群因出生或死亡带来的增长和损失时，还须同时计算或考虑到，这些由于迁入和迁出而造成的其它增长和损失。

所以，尽管我们对一个理想的种群，在其整体和隔离性方面可以有一个清晰的概念，但实际上，我们经常不得不和只构成理想种群的一部分，没有完全和其周围地区的更大种群隔离的这样一群动、植物打交道。如果这群动、植物构成了某种可公认的自然单位，且在大部分时间与周围同种的成员相隔离，我们就算是侥幸的了。无论如何，将它作为“种群”来研究，是合适的、平常的。

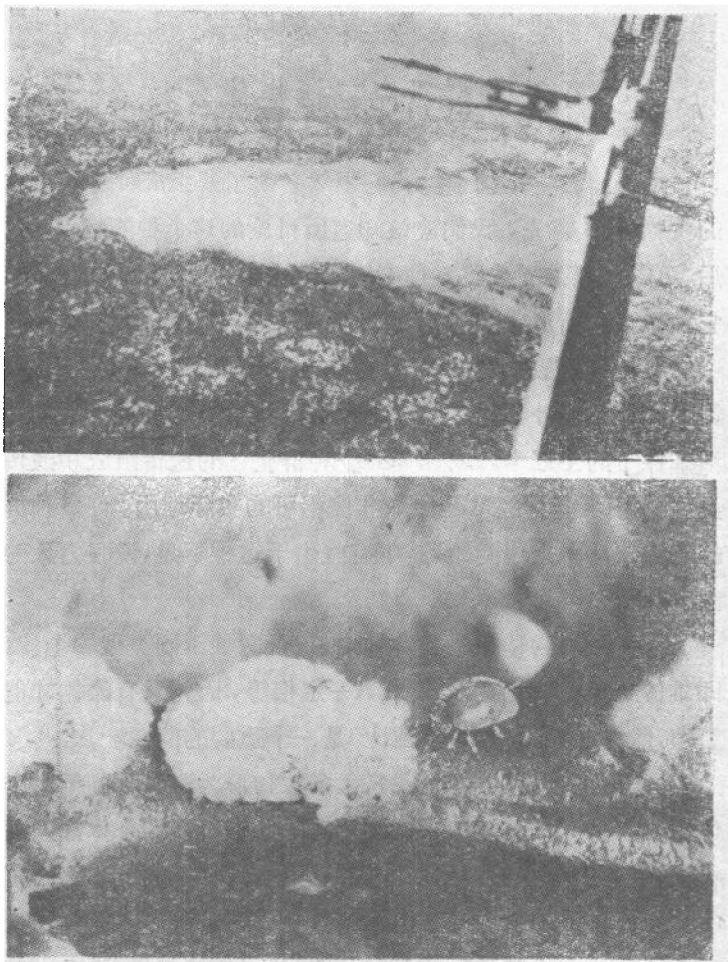


图 1-1(上) 一小群沙漠蚱蜢 (*Schistocerca gregaria*)。1953 年在肯尼亚从空中摄影。蝗群向左飞行, 大约覆盖了一平方公里[塞耶 (J. Sayer) 摄影, 蒙伦敦海外害虫控制中心允许复制]。

(下) 吹绵蚧 (*Icerya purchasi*) 和一只捕食性瓢虫 (*Rodolia koebele*)。其有亲缘关系的澳洲瓢虫 (*R. cardinalis*) 是主要控制这种绵蚧的种 [承伯克斯·阿斯科特生物控制机构前工作人员威尔逊 (F. Wilson) 先生允许转载]。

1.2 种群研究包括些什么？

要懂得种群生物学，我们显然必须了解组成种群的个体的生物学。首先，我们应该知道所讨论的这个种的特点，然后，可以接着询问被研究种群的成员在个体间，或者是同种其它种群个体所形成的群间，是否有区别。

在认识明显的特征，如有关生物的大小、形态、生活周期、习性和行为之外，我们可以根据研究目的，去了解种群在其生活条件下的生理学，或作为一个种群整体的遗传组成和遗传类型。由于多种经常是使人非信不可的实际理由，许多种群的研究未注意上述问题，其中有些由于这种不足，说服力大为削弱。

大多数动物和一些植物种群，包含两种不同类型的个体，即雄体和雌体。它们的数量不一定相等，因为只有雌体才能繁殖，雌体和雄体的比率（性比）是一个重要的问题。

另一个内部差异的来源是大多数种群为一个不同年龄个体的混合群。然而，象人类种群一样，所有年龄的个体都同时存在，了解相继的年龄间隔的相对数字，即种群的“年龄分布”（age distribution）或“年龄组成”（age composition）是有益的。表1表示一个人类种群的年龄分布（为了简洁起见，原表中较小的年龄组已经合并）。

表 1 1961 年英国国内人口的年龄变化

[单位为千。根据年度统计摘要表 7 制订。No. 104(H. M. S. O.)]

年龄组(岁)	组内数目	组内百分比(%)
0—9	8,028	15.23
10—19	8,003	15.18
20—29	6,563	12.46
30—39	7,083	13.44
40—49	7,100	13.47
50—59	6,958	13.20
60—69	5,019	9.52
70—79	2,937	5.57
80 以上	1,017	1.93
合 计	52,708	100.00

1.3 数量、散布和密度

尽管上面谈到生物学特点的重要性，我们在种群动态的研究中，首先关心的是数量。我们差不多总是要了解种群由多少个体组成，或者要知道种群密度是多少（例如每平方米草地或每立方米湖水中个体的平均数）。有时，当我们着重于幼体和成体个体间的重量差异时，我们可能喜欢使用生物量的单位，即栖息地每个单位面积或每个单位容积生物体的重量。

假如种群在它整个栖息地分布均匀，一个种群密度数字就可以适用于全体。但生物经常集中于某部分，在其他地方却稀少或缺乏(不均匀散布)，那么，各个地方种群密度就有变

化。所以，整个面积上的平均密度可能会给估计生物体的实际密度提供不符合事实的根据。

种群在它所占面积上散布(或空间分布)的形式通常是不规则的。即使栖息地的分布是均匀的(这是罕见的情况)，种群成员的分布是随机的(即好象每一个成员的位置是偶然决定的，且不受其同伴位置的影响)，散布形式仔细看来，也不会均匀。真正有规则的散布可以在一些植物园里看到，例如果园里果树的分布就是如此。某些动物和植物当它们体型大小一致并致密地集中在一起的时候，分布情况也接近如此：枫长镰管蚜以相当规则的形式出现在树叶上，形成一个集合体，彼此还保持“相当”的距离。然而，多数扩散形式是不均匀的，甚至也不是随机的，而是有明显的集群，它不规则地插在空的或稀疏的区域中。这可能反映栖息地的不规则性，并由于生物选择有利的地点进行繁殖而更加增强；此外，许多动物即使在均匀分布的地区也倾向于集合成群。可用统计学的方法确定，该分布型是比随机的更加均匀还是更不均匀。

种群的数量，或者单位面积里的密度，常常用取样法来估计，即计算随机挑选的几小块相等面积上的数量。显然，在决定所取样品的大小和数量时，最好对种群扩散形式有一个预先的了解。关于扩散形式和抽样法可参考索思伍德(Southwood, 1966)或刘易斯(Lewis)和泰勒(Taylor, 1967)的著作。

2 种群动态的各个方面

2.1 什么是种群动态？

如果我们简单说，种群动态就是研究种群的机能系统，这是十分正确的，但却很不全面，对很多问题均未解释。而这部分将对此作进一步说明。

在物理学中，动力学 (dynamics) 是研究物体行为的，在力的作用下，使物体运动发生变化下的物体行为。照此类推，种群动态 (population dynamics) 这个名词适用于种群中有机体数量的变化，和影响这些变化的各种因素的研究，它还包括个体损失和补偿的速率的研究和有助于保持数量稳定，或至少防止变化过度的一些调节过程的研究。

本学科一方面论述关于环境对种群的影响，如温度和湿度、食物供应量、其它生物种对食物和别的必需品的竞争、天敌和致病微生物以及这些因素的各种各样结合的影响。另一方面，它还论述了种群成员彼此的影响，包括有利的和有害的影响。这种必不可少的合作过程与有性生殖(在很多种中)和对幼体的抚育有关。还有，一个种群的成员可直接或间接在某种程度上相互保护以防御天敌、抵御寒冷或其他苛刻的条件，而且它们还可以改善栖息地以利于整个种群。有害的影

响可包括有限的食物供应、隐蔽地和其他必需品的竞争、相互骚扰、争斗甚至残食(同类相残)。外部和内部的影响可能结合起来起作用:例如栖息地有害的自然变化可能引起种群内部为争夺少数几处条件尚好的避难所而竞争。

2.2 种群动态中的问题

虽然在自发观察大自然的过程中,我们也可能产生有关种群动态的问题,但时常是从猎人、渔夫、牧人、农民和园艺家的经济利益出发。而近来我们出于作为自然资源保护论者的关切,提出的问题就更多了。下面是目前对它们所提出的问题中的几个例子:

为什么有些昆虫颇为稀少,而有的相当丰富? 哪些因素决定了这种差异?

什么原因使野兔如此丰富? 怎样才能使它们的数量减少?

为什么射击林鸽对于减少其在一个地区的种群,是一种徒劳无益的方式?

当用打药来控制苹果树的幼蛾时,为什么红蜘蛛小种群会灾难性地增长?

给予一个特定的小麦品种和土壤、气候的类型组合,什么样的小麦种群密度每公顷能收获最好的产量?

北海鲱鱼种群捕捞量应是多少才不会使数量严重减少? 这由什么因素来决定?

捕鲸要限制在什么水平,才能避免给各种鲸以根绝的危

险？

在一定类型的牧场上，牛、羊最好的种群密度应为多少，才能保证售出多余牲畜的最大年产量？

沙漠蝗虫的数量如何依气候而定？我们怎样才能预报它的突然大发生？

人类种群近来的迅速增长是出生率增加，还是死亡率下降的结果？还是两者兼而有之？

这些问题中的有些将在以后的各章中提及，读者可以在那里找到线索乃至答案，以及探讨和解释这些问题的更有用的例证。

2.3 理论和现实

回答以上提出的那些问题，可能会使人想到须进行仔细的观察，而自然条件，乃至农业或林业方面的条件都可能十分复杂，使得观察者至多只能提出许多可能的解释，要不然就什么结果也没有。作为检验所提出的解释方法的试验，可能是很有价值，但其结果常常难予阐明，除非很多在正常情况下不断变动的条件都给稳定下来。种群动态的实际研究在很大程度上与克服这些困难的方法有关。

有些生态学家愿意在实验室研究种群动态，在那里大多数变量能保持恒定。这是本学科一个欣欣向荣的分支。但出现了两个困难：第一个困难是，我们不知道在这样人为简化条件下实验的成果，能在多大程度上适用于田野里更为多变和错综复杂的情况。这个困难原则上可用逐步精确的实验室

的实验予以克服，并使其更广泛、更复杂，以便弥补实验室和野外条件之间的差距。实际上，这个任务非常艰难，很少有人去尝试，而实验室的实验却给我们提供了对于种群动态的有价值的见解，和一些可以在野外试验中检验的计划（宁愿越过这个差距，而不去联接它）。

实验室实验的第二个困难，在于它们显著的简化常产生大量的错觉。它分析得越仔细，它所揭示的相互作用的趋向就越复杂，这是分析研究的正常结果。

其他生态学者，有时或者就是上面提到的那一些人，已承担理论上的研究，其研究方法保证简单，至少初期阶段是如此，因为整个实验是以很简单的种群及其环境的想象模型进行的。这种研究通常以数学的形式进行。理论家所做的只是运用数学逻辑去发现他起初所想象的那一套简单环境的影响。这是演绎的推理，而与归纳法形成了对照。使用归纳法的人们，观察真实的种群，试图通过找到导致别的事件的方法，来找到所见到事件的解释。

无疑地，这种理论家的费力的工作要大大少于实际的调查者。他的理论很容易向不同的方向发展，它可以系统地阐述，它能立即揭示难以预料的惊人联系。当然，他的确至少需要掌握一点代数学。但有一个重大的困难，使得一些生物学家认为理论研究大部分是没有价值的，那就是理论家工作的“场所”，甚至比实验室的实验离野外的现实更遥远，从而我们不知道他的发现和结论在多大程度上适用于实际。它里面有大量真实的东西：安排理论研究场所的最初假设必须非常仔