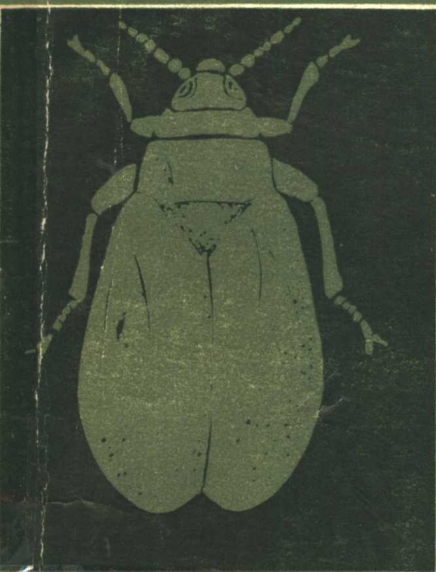
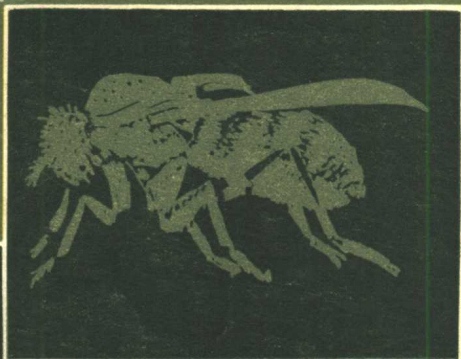


G. C. 瓦利

(英) G. R. 格拉德韦尔 合著

M. P. 哈塞尔



昆虫种群 生态学 分析方法



科学出版社

昆虫种群生态学 分析方法

G. C. 瓦 利
〔英〕G. R. 格拉德韦尔 合著
M. P. 哈 塞 尔

李祖荫 李兆华 译
徐汝梅 郑臻良

科 学 出 版 社

1 9 8 1

内 容 简 介

本书对昆虫种群生态学的几个问题——如何表达种群变动、影响单一物种的密度制约过程、有限资源的种间竞争及寄生虫与捕食者等问题进行了系统的介绍与分析；同时对气候与天气、生命表在种群模型中的作用及冬尺蛾生命表的介绍、某些森林昆虫的种群动态以及生物防治等问题亦做了扼要的阐述与解释。书后附有实验与练习，可供自学以进一步掌握本书的基本内容；关于“词汇与符号的定义”一节可供读者阅读过程遇到一些专业名词词义不详时查阅参考；还附有参考文献供读者进一步学习研究用。

本书是一本很好的基础读物，选材精炼、重点突出、图文并茂、深入浅出，使初识微积分、线性代数的生物学工作者也能进行自学。

本书可供昆虫生态工作者、动物生态工作者、植物保护工作者以及大专院校有关专业的教师、研究生及高年级学生参考。

G.C.Varley G.R.Gradwell M.P.Hassell
INSECT POPULATION ECOLOGY
an analytical approach
University of California Press, 1974

昆 虫 种 群 生 态 学 分 析 方 法

G. C. 瓦 利

〔英〕G. R. 格拉德韦尔 合著

M. P. 哈 塞 尔

李祖荫 李兆华 译
徐汝梅 郑臻良

*

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 各地新华书店经营

*

1981年5月第一版 开本：787×1092 1/32

1981年5月第一次印刷 印张：7.5/8

印数：0001—5,720 字数：168,000

统一书号：13031·1456

本社书号：2010·13—7

定价：1.20 元

译者序

昆虫种群的数量变动及其理论的探讨是生态学研究中的重要问题。最近二十年来这些研究在理论上和方法上都有了迅速的进展。这个问题和害虫管理与益虫的保护利用有极密切的关系,如果要想满意地防治某种害虫而不是凭运气的话,我们就必须深入研究害虫种群数量变动的规律。

我们感到这方面的参考书目前太少了,尤其缺乏较为浅近的入门介绍。本书是一本很好的基础读物,它扼要叙述了昆虫种群生态学的主要理论和方法。由于作者多年从事害虫种群动态研究,经验比较丰富,因而在著述中选材精练,重点突出,兼顾理论和实际应用,用了相当大的篇幅介绍了作者以往研究的成果,对前人提出的一些理论和研究方法也作了评介。作者尤其注意引导初学者用分析的方法来研究昆虫的种群动态,正如本书的副标题所示。虽然本书着重介绍了种群数学模型与分析,但写得深入浅出,使初识微积分、线性代数等的生物学工作者也能自学看懂。

当然,象这样一本小册子不可能全面介绍昆虫种群生态学的理论和方法,例如介绍用生命表方法来研究种群动态的例子就有很大的局限性。在自然界中世代离散而又一年一代的昆虫毕竟不多,相当多的昆虫不仅世代重叠而且各虫期也互相重叠。用生命表的方法来研究它们的种群动态更为复杂,本书未介绍这方面的工作。此外由于出版年份所限,未能把最近种群生态学的发展包括进去。尽管这样,我们仍认为这本书不失为一本承前启后的优秀基础读物,可供昆虫生态工

作者、大专院校有关专业的师生以及广大的植物保护工作者参考。

本书第一章、第二章及第九章部分内容由北京师范大学生物系徐汝梅译；第三章、第四章及第九章部分内容及索引由北京师范大学生物系李祖荫译；第六章、第七章及第九章部分内容由北京师范大学生物系李兆华译；第五章、第八章及附录的“实验与练习”及“词汇与符号的定义”等由北京大学生物系郑臻良译。本稿内容曾由李祖荫、李兆华、徐汝梅等同志分别先校订部分内容，最后由李祖荫同志进行总校订。由于译者水平有限，难免有错误或不妥之处，期望读者批评指正。

1978年12月31日

前 言

本书主要是为大学生和研究工作者写的。目的是使生物学工作者对种群计算的解释得到比目前其它生态教科书更为深入细致的认识。

1969年当我们在牛津大学对学生进行昆虫种群动态课程的教学时，就决定共同研究并准备这本书。现在我们在两个大学三个系教学。这种分开教学使本书出版推迟，但也使得我们能加进许多新的、有价值的事实和概念，如我们将要看到来自最近四年里所发表论文的书目提要的许多引证。

我们要感谢许多在本书里曾经与我们讨论过各种问题的学生。他们曾经迫使我们澄清我们的想法，重新解释许多基本的生态记录并使我们的词汇简单化。

第二版前言

再版这本书使得我们能够澄清在124、134、176及192页中的几个小地方并加进几个新的重要参考资料。我们希望感谢那些曾经热情要求我们注意改正各种错误的读者，这些错误我们现在已能改正。

不幸我们在1974年七月得悉到格拉德韦尔(George Graddwell) 的突然去世。他在本书第一版的准备工作中帮了很大的忙。

瓦利(G.C.V.)，哈塞尔(M.P.H.)

1974年10月

目 录

第一章	如何表达种群变动	1
1.1	提要	1
1.2	引言	1
1.3	种群曲线	3
1.4	世代直方图和世代曲线	5
1.5	线性标度与对数标度	6
1.6	死亡率和存活率	7
1.7	世代重叠和连续繁殖	8
第二章	影响(人工饲养)单一物种的密度制约 过程	9
2.1	提要	9
2.2	种内竞争	10
2.3	理论背景	11
2.4	密度制约的定义	17
2.5	单独作用时, 密度制约因子的性质	19
2.5.1	补偿不足($0 < b < 1$)	23
2.5.2	严格的补偿($b = 1$)	23
2.5.3	超补偿($b > 1$)	24
2.6	争夺性和分摊性竞争	25
第三章	有限资源的种间竞争	33
3.1	提要	33
3.2	引言	34
3.3	种间竞争的实验	34
3.4	竞争的基本理论	40
3.5	结果同理论冲突	42

3.6	田间的种间竞争	51
3.7	为腐肉而竞争	52
3.8	竞争置换的田间观察	53
3.9	讨论	55
第四章	寄生虫与捕食者	56
4.1	提要	56
4.2	引言	56
4.3	汤普森模型	58
4.4	尼科耳森模型	60
4.5	寄主密度的作用	69
4.6	寄生物密度的作用	71
4.7	捕食者与猎物的相互作用	74
4.8	非随机的搜寻	76
第五章	气候与天气	78
5.1	提要	78
5.2	引言	78
5.3	气候	79
5.4	天气及其作用	80
5.4.1	对内分泌系统的影响	80
5.4.2	对存活的影响	81
5.4.3	对发育的影响	82
5.4.4	繁殖	88
5.5	田间天气条件决定种群变化的证据	91
第六章	生命表以及它们在种群模型中的应用	99
6.1	提要	99
6.2	引言	100
6.3	累积诱捕	100
6.4	一系列连续的样本	101
6.5	矢车菊瘿蝇的生活史	102
6.6	生命表	105

6.7	校正并完成生命表	107
6.8	寄生物的生命表	111
6.9	根据生命表数据的推论	112
6.10	讨论	115
第七章	冬尺蛾生命表的解释	117
7.1	提要	117
7.2	引言	117
7.3	冬尺蛾的生活史及调查	118
7.4	生命表的组成成分	121
7.4.1	冬季消失	121
7.4.2	幼虫死亡率	123
7.4.3	受到寄蝇的寄生	123
7.4.4	其它寄生现象	124
7.4.5	被一种微孢子虫寄生	124
7.4.6	蛹期死亡率	124
7.5	生命表的累积	125
7.6	种群变动的原因	125
7.7	种群调节的原因	128
7.8	对寄生现象的分析	131
7.9	冬尺蛾的种群模型	133
7.10	用模型作预报	137
第八章	某些森林昆虫的种群动态	141
8.1	提要	141
8.2	引言	141
8.3	种群周期	145
8.4	引入的森林害虫	154
8.5	集聚性害虫	155
8.6	通过昆虫传播病原体到树上	156
8.7	讨论	157
第九章	生物防治	162

9.1	提要	162
9.2	引言	163
9.3	害虫与杂草的成功防治	164
9.4	成功与失败	167
9.4.1	气候	170
9.4.2	地理宗	171
9.4.3	寄主的可利用性	172
9.4.4	寄主的抗性	173
9.4.5	搜寻的特征	173
9.5	模型和生物防治	175
9.6	目前生物防治中的一些趋势	181
实验与练习		189
答案		205
参考文献		207
词汇与符号的定义		220
索引		223

第一章 如何表达种群变动

1.1 提 要

昆虫种群的调查数据可以用几种不同的方式来表达，分别为种群整体曲线、种群分部曲线、世代直方图和世代曲线。它们既可以用对数标度，也可以用算术的标度标出。

有了充分的调查资料，即可确定种群变化的原因或是由于繁殖，或是由于某些可辨明的原因所造成的死亡。死亡力可以用数字表示，也可以用存活或死亡的百分比来表示，但用 k 值来表示最适宜，它是按对数表示的某一特定死亡因子“致死能力” (killing power) 的测度。

1.2 引 言

由于人口激增，使种群的研究日趋引起重视。控制人口或其它动物种群的基本原则可能是相同的，但昆虫为在野外研究种群问题提供了格外简单的材料。它们也适用于实验室内的试验研究。实验室中短时间内可以廉价地人工繁殖许多世代昆虫。某些严重为害农林作物的昆虫曾被详细地计数和研究过，因而有许多相继世代的数据可供比较和分析。其它重要昆虫如传播人类疾病的虱子、蚊子和采采蝇则较难于计数。上一世纪的大部分时间曾被用来寻找降低它们数量的方法，并有不同程度的成效，但对它们状况的了解则进展缓慢。我们仅能找到少数几个医学昆虫的例子来阐明种群动态的原

则。往往被测量的是那些容易做到的，而解释数据所需要的观察却未进行。

已经对文献较为熟悉的研究人员会理解，我们对于任何基本生态学问题的了解在多大程度上要依赖于选择一个易于研究的动物以及依赖于调查工作或试验研究的计划。理想的是，在制定计划时，研究人员就应当充分了解资料分析所需的理论依据和方法，以致不遗漏任何必不可少的测量。当然，这种理想难于实施，尤其当方法在改变中，但如果没有很仔细的计划，生态学工作的结果将难于解释，甚至不可能解释。

在这本薄书中，我们不打算全面地讨论有关文献。我们只集中讨论来自实验室研究或田间研究的一年一个世代的昆虫的最为简单明了的例子。它们比一年多代的动物如蚜虫或迁移的动物如蝗虫要容易研究。对这类迁移动物的调查数据目前还无法详细解释。

所以本书仅涉及那些我们开始理解的调查数据。科学的理解意味着原则是清楚的，而它的应用能对实际观测提供满意的解释。在我们还没有任何好的调查数据之前很久就已经发表了关于种群的基础理论，并且通常是用数学术语表达的。对于用直观词语来思维的生物学家，数学像是外国语，但数学家所用的假设往往极其简单，当选用正确的座标时，可以用线性图式来表达。所以我们采用那些可以验证理论的表达调查数据的方法。某些理论得到证实，但另一些理论与实测结果如此之不符以致不能不被摒弃。

统计处理被保持在最低限度，因为没有它我们所论述的大多论点也是够清楚的。然而本书中包含了许多用数字表示的练习，并且循序渐进地安排，使没有详尽数学知识的生物学者也能一步步地自己学会如何分析调查数据。

本章末，我们将指出某些表达种群数据的方法。第二、

三章讨论个体之间或物种之间为了它们的需要（如食物或空间）而进行竞争的结果。然后，在第四章中讨论捕食者和寄生物在寻求所需的特定食物时的行为，第五章讨论天气与气候的影响。在最后四章中讨论处理实际田间问题中复杂情况的方法。第六章涉及如何对一年发生一代的昆虫这种简单情况列出生命表。甚至一短列生命表也能使我们更深入地了解动物如何与其环境相互作用。第七章简单地介绍了我们对冬蛾的较长时期的调查数据的分析，并指出我们可以在多大程度上模拟种群变化及“解释”它们。相反，第八章讨论的是，当我们仅有不完全的生命表资料时，我们可以在多大程度上了解森林害虫的大发生。最后讨论农林害虫生物防治的实践。

我们对人口及其它动物种群的了解不如对本书所叙述的种群那样完善，因为缺乏可供利用的必要事实。如果有着足够的重要性，并且正视困难克服困难，那么如果需要，就可以找到了解其它类型种群的方法并管理它们。本书试图为此奠定牢固的基础。

1.3 种群曲线

在讨论田间或实验室中种群的各种变化方式之间有什么真正差别之前，我们应该首先排除由于采用不同方法来表达调查数据而引起的明显差别。

假设我们对某种一年发生一代的昆虫的数量变动有完整的可以使用的材料，如图1.1A 中对一个假设种的图解所示。在一个短的繁殖季节中雌虫产卵，产卵后成虫即死亡。从卵孵出幼虫，幼虫经过三个阶段，在各阶段中它们取食并生长。有一个长的蛹期导致在下一个季节才发育为成虫。

种群整体曲线 (total population curve): 代表对着时间

标出来的各虫期的个体总数或它们的种群密度。在一个昆虫的生活期之内我们要作多次观察,并将每次计数得到的卵数、

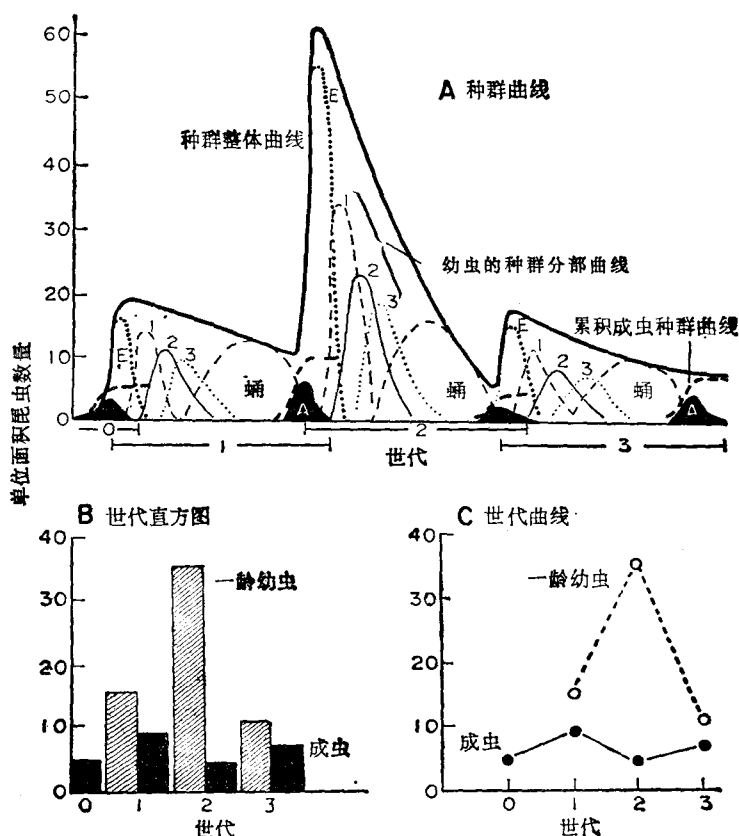


图1.1 三个昆虫世代的假设的种群数据

- A. 对于卵(E)、1—3龄幼虫、蛹和成虫(A)的种群分部曲线,它们总加起来给出种群整体曲线,累积成虫种群曲线的渐近线显示该世代的羽化成虫总数。
- B. 以某些同样的数据表示的世代直方图。
- C. 与B中同样数据,以世代曲线表示。

幼虫数、蛹和成虫的个数都总加起来。于是在每一世代之中，当卵期在数量上占优势时，繁殖期中就出现一个数量的高峰。

种群分部曲线 (Partial population curve) 分别代表现存的卵数、不同虫龄的幼虫数、蛹数及成虫数。你会注意到在我们的例子中，有那么一个时候，所有的个体都是蛹，以致在此时期中蛹的种群曲线和种群总体曲线相吻合。注意后继虫期的高峰趋于一个比一个小，因为每一虫期总有一些昆虫死去。当成虫和卵并存时和不同虫龄的幼虫同时存在时，任一虫期的峰值都明显地小于种群总数。图1.1A中任何一个计数都不能直接给出进入生活史中某一特定阶段的昆虫总数。当我们需要这些数字时——如要准备生命表（第六章）——需从一系列调查计数中间接得到。例如，假设我们想要从一个成虫的种群分部曲线来找到一个世代中羽化的成虫数。最简单的方法是计算成虫曲线下的面积（代表“成虫日”），再除以平均成虫寿命。但只有当成虫的死亡均发生在该阶段的末尾时，此方法才适用。如果在整个虫期内死亡率颇为稳定，则里查德和瓦罗夫 (Richards & Waloff, 1954) 的方法似更准确。索思伍德 (Southwood, 1966) 曾很好地评述了有关的若干方法。

1.4 世代直方图和世代曲线

当我们已经从几个不同世代的调查资料估计了通过某一特定虫期的个体数或种群密度之后，我们就可以对着特定的世代数（为纵座标）将这些数字标在图上。利用图1.1A中的种群曲线，我们在图1.1B中标出了每年的一龄幼虫和成虫的直方图 (histogram)。成虫世代直方图所用的数据是每个世代的累积成虫种群曲线 (cumulative adult population curve)

的峰值。从逻辑上讲，这类资料应以直方图表达。在实践中，这种资料往往以世代曲线 (generation curve) 表示，即以线将各后继点相连。这种方法很方便，但不合逻辑，因为该线不能像图 1.1A 中的种群曲线那样正确代表各点之间的时候的种群状况。事实上，此线无客观含义，而仅仅是用以把我们的眼睛从一个点引导到该序列中的下一个点。这里，用图 1.1 以明确这些术语，并强调当采用不同方法作图时，同一资料可以看上去很不相同。反过来也一样——当使用不同方法标出的调查结果或理论曲线碰巧有相同的外形时，其基本的导因却似乎是不同的。在第 2.6 节中，我们将看到由于两条曲线之间的表面上的相似性（其一为世代曲线，另一条是成虫种群曲线）如何引起了误解。

1.5 线性标度与对数标度

图 1.1 中的所有图形均以时间或世代数为自变量，通常标于横座标。种群数量标在纵座标上。在图 1.1 中我们没有采用实际的昆虫观测值，这是因为供给我们的真实数值的变动可达百倍，甚至更多。如果纵座标是线性的 (linear) 并包括最大数值，那么最小数值就会小得从图上读不出来。用对数标度 (logarithmic scales) 的纵座标就可以避开这个困难；无论数量变化多大，标度低端的种群变化仍可看出。对于象在繁殖季节中每一雌体产生一定数量的卵所导致的这类种群变化，都表现为对种群的相等的增量，不论当时种群的大小如何。同样地，当使用对数标度时，由于死亡导致的种群成比例下降亦易于把它们互相联系起来；因为数量每下降 50% 总会使种群的对数值降低 0.3。像在这里一样，只要所用的对数一词未加下标，指的就是以 10 为底的对数。