

植物种群生态学

苏智先 编译



要 點 容 內

植物种群生态学

苏智先 编译

植物生态学

生态学概论

生态学概论

本(23)

生态学概论

(28)

(33)

(40)

(45)

(55)

(60)

(65)

(70)

(78)

(88)

(95)

内 容 提 要

本书包括概论、生命表及其组成、植物种群的种群统计、生殖生态学、植物种群的数量变动与调节、营养繁殖和无性系生长、混合种群中的相互作用、共存与生态位分离等八章四十六节。内容丰富，观点新颖，论据充分。既阐述了植物种群生态学的基本原理、近年的研究成果及方法，也提出了生殖生态学、无性系种群、种群动力学、 $1/2$ 幂定律、共存与生态位分离，以及生态位计测等新理论和新技术，为种群生态学的研究开辟了新的途径。

本书可作为综合性大学和师范院校生物系、农林院校师生及科研人员的参考书，也可作为生态学专业的研究生教材。

工本费 5.95元

目 录

第一章 概论	(1)
第一节 为什么要研究植物种群	(2)
一 什么是种群和种群生态学	(2)
二 为什么要研究植物种群	(5)
三 种群生态学的今昔	(7)
第二节 植物种群统计学	(12)
一 种群的数量统计	(14)
二 种群的基本参数	(20)
三 种群的年龄结构和性比	(23)
四 生命表	(28)
五 内禀增长能力	(37)
第三节 种群增长模型	(39)
一 指数增长模型	(40)
二 逻辑斯谛增长模型	(45)
三 种群离散增长模型	(55)
四 种群连续增长模型	(58)
五 具年龄结构的种群增长模型 (Leslie 矩阵)	(60)
第四节 种群间的相互关系	(66)
一 种间竞争	(68)
二 互利共生	(75)

三 寄生者与宿主.....	(78)
第五节 种群动力学与种群进化.....	(80)
一 自然种群的遗传.....	(82)
二 遗传生态分类.....	(87)
第二章 生命表及其组成	(89)
第一节 生命表与生殖力表.....	(89)
第二节 年龄与阶段发育.....	(94)
第三节 休眠芽、oskars 综合症和地下生命.....	(97)
第四节 种子传播.....	(100)
第五节 源于地下种子的补充.....	(101)
第六节 地下种子的命运.....	(103)
第七节 种子休眠.....	(112)
第八节 安全位点.....	(117)
第三章 植物种群的种群统计	(121)
第一节 一次结实性草本种群的种群统计.....	(123)
第二节 多次结实性多年生草本种群的种群统计.....	(128)
第三节 三种毛茛种群的比较研究.....	(137)
第四节 灌木种群的种群统计.....	(142)
第五节 乔木种群的种群统计.....	(150)
第四章 生殖生态学	(162)
第一节 生殖生态学的概念及其研究内容.....	(162)
第二节 生殖与生长.....	(167)
第三节 生殖与死亡.....	(170)
第四节 生殖配置.....	(177)

第五节	生殖值	(181)
第六节	生殖产量	(188)
第七节	生殖对策	(202)
第八节	生殖生态学研究现状与趋势	(208)
第五章	植物种群的数量变动与调节	(219)
第一节	密度和非密度调节	(220)
一	密度和非密度制约因素	(220)
二	种群的密度调节	(222)
三	自疏和 $-\frac{3}{2}$ 幂定律	(228)
四	自疏机理	(236)
五	种群密度和植物产量	(240)
第二节	气候因素调节	(246)
第三节	种间调节	(249)
第四节	食物调节	(252)
第五节	种内调节	(254)
一	行为调节	(254)
二	生理调节	(256)
三	遗传调节	(258)
第六章	营养繁殖和无性系生长	(261)
第一节	无性系种群的调节	(261)
第二节	无性系种群的定居与持久性	(270)
第三节	无性系种群的空间结构	(275)
第七章	混合种群中的相互作用	(279)
第一节	干扰与竞争	(279)
第二节	附加实验	(280)

第三节	地下部分的干扰	(284)
第四节	置换实验	(286)
第五节	环境条件对种间平衡的影响	(290)
第六节	干扰与共存	(294)
第七节	多物种干扰与弥散竞争	(299)
第八章	共存与生态位分离	(302)
第一节	生态位及其计测方法	(302)
一	生态位的定义	(303)
二	生态位理论及其计测公式	(305)
第二节	资源极限、生态位和依赖植物集团	(312)
第三节	确定植物生态位的方法	(315)
第四节	稳定环境中的竞争与共存	(321)
第五节	非稳定环境中的竞争与共存	(330)
编后记		(336)

第一章 概 论

生态学 (ecology) 是研究生物与环境之间相互关系及其作用规律的科学。虽然生态学名词已产生百余年 (1869年首先由德国动物学家 Ernst Haeckel 提出) 之久, 但从真正的近代生态学内容来看, 只是在近半个世纪以来才得到了迅速发展。尤其是六十年代以来, 由于工业技术的飞速发展, 农药化肥的大量使用, 核武器试验和核能的广泛应用, 带来严重的环境污染, 破坏了环境的生态平衡; 世界人口的迅速增长, 自然资源的破坏与枯竭, 土地的无计划使用, 迅速改变着人类本身生存的周围环境, 造成对人类未来生活的威胁。因此, 生态学就成为了当前国际上发展最快、最富有生命力的学科之一。在不少发达国家中, 生态学的基本概念和原理已普及到家喻户晓, “生态学观点”、“生态危机”、“生态平衡失调”、生态战争”等已成为日常的生活用语。

而种群生态学 (population ecology) 尤其植物种群生态学 (plant population ecology) 的起步较晚。Harper (1977) 所著《植物种群生物学》(Population Biology of Plant) 标志着植物种群生态学已进入成熟阶段, 种群生态学的研究成为了生态学研究的核心和纽带, Silvertown (1982) 的《植物种群生态学导论》(Introduction to Plant Population Ecology) 把数学引

入了种群生态的研究，使植物种群生态学的研究跨入了定量化阶段。

第一节 为什么要研究植物种群

什么是种群？种群和物种的关系怎样？何谓种群生态学？研究植物种群的理论和实际意义何在？植物种群生态学的前景如何？这是本节要讨论的主要问题。

一、什么是种群和种群生态学

种群之术语的原名为 *population*，它是从拉丁语 *populus* 派生出来的，含有人，人民，人口，全体居民等意思，一般译为人口。以前，在昆虫学中将其译为虫口，此外还有译为鱼口、鸟口……的，由此类推，各类动物就有各种各样的“口”了，不便之处可想而知。分类学家译为“居群”，而我国生态学工作者已普遍将其译为种群。在日语中则译为“个体群”。

种群可分为单种种群 (*single population*) 和混和种群 (*mixed population*)。前者系指同种个体的集合，后者则为几个不同种个体的集合。此处仅对单种种群 (即通常所说的种群) 之概念进行探讨。关于种群之概念，在各类生态学著作和教材中，其内容各异，总括起来，可分为以下三类：

定义 1：种群是由一定时间内占有一定地区的一群同种个体组成的生物系统。

定义2：种群是指同种生物在特定环境空间内的个体集群。

定义3：种群是一个演化单位 (evolutional unit)。

就现代生态学观点而论，自然种群具三个基本特征：
①空间特征，即种群具有一定的分布区域；②数量特征，每单位面积（或空间）上的个体数量（即密度）是随时间而变动的；③遗传特征，种群具有一定的基因组成（即系一个基因库），以区别于其它物种。由此可见，定义1较为准确而全面。

种群的概念，既可以从抽象上，也可以从具体上去应用，在进行理论探讨时，我们所应用的种群是抽象的概念。在具体研究某个种群时，所涉及的种群概念是指一个（或几个）具体的实实在在的同种个体（或不同种个体）集群。值得注意的是，当从具体意义上用种群这个概念时，无论从空间上和时间上的界限，随研究工作者的方便和目的而划分。如大至研究全世界的蓝鲸种群，小至一块草地上的黄鼠种群，甚至实验室中饲养的一瓶草履虫，也可称为一个实验种群。

生活在某一特定环境中的种群个体并非机械的组合，而是在其个体间具有一定的生理学的、遗传学的、以及物候学的关系，同时也是具有自己独立的特征、结构和机能的整体。

种群、物种及群落的关系。在自然界中，门、纲、目、科、属等分类单位是分类学者按照物种的特征及其在进化过程中的亲缘关系来划分的，唯有种 (species) 这个单位才是真实存在的，而种群则是物种在自然界中存在的基本单

位。因为组成种群的个体是会随着时间推移而死亡和消失的，所以物种在自然界中能否持续存在的关键问题，就在于种群是否能不断地产生新个体以替代那些消失了的个体。群落则是多个种群生活在同一环境空间内，且按一定方式（或分布格局）所构成的种群集合。从生态学观点看，种群不仅是物种存在的基本单位，也是生物群落的基本组成单位，其关系参看下表：例如物种A是由种群A₁，A₂，A₃和A₆构成的，这些种群分别存在于群落1，2，3，6中；群落1是由三个物种种群A₁，C₁，D₁组成，而群落3则由四个物种种群组成。

种 群 数 种	群 落					
	1	2	3	4	5	6
A	A ₁	A ₂	A ₃			A ₆
B		B ₂	B ₃	B ₄	B ₅	B ₆
C	C ₁		C ₃	C ₄		
D	D ₁		D ₃			D ₆

种群生态学是研究种群内各成员之间、它们与其它种群成员之间、以及它们与周围环境中的生物和非生物因子之间的相互关系及其规律的科学。种群动态 (population dynamics) 是种群生态学的核心。Harper 把研究种群数量动态规律的科学称做种群生物学 (population biology)。

种群动态就是研究种群大小 (size) 或数量 (number) 在时间上和空间上的变动规律。简单地讲, 就是: ① 有多少 (数量或密度); ② 哪里多, 哪里少 (分布和空间结构); ③ 怎样变动 (数量变动); ④ 为什么这样变动 (种群数量的调节机制)。种群数量变动和空间分布规律是种群生态学的主要研究任务。

二、为什么要研究植物种群

要了解植物种群研究的意义, 首先必须了解现代生物学研究的层次 (或水平, levels of organization): 基因——细胞——器官——有机体 (个体)——种群——群落——生态系统。现代生物学向着两个极端发展, 一个是向微观方向发展——基因工程; 另一个向宏观方向伸展——生态学 (或称宏观生物学)。由于科学技术的飞速发展, 其它学科如数学、化学、物理学、电子计算机、系统科学、信息科学, 以及遥感遥测技术等不断向生态学渗透, 使生态学研究的范围远远跨越了生物学的范畴。

就现代生态学的研究对象来看, 可以划分为四个水平: ① 以个体为研究对象的个体生态学 (ecology of individuals); ② 以种群为研究对象的种群生态学 (population ecology); ③ 以种群集合为研究对象的群落生态学 (community ecology); ④ 研究生态系统的生态系统生态学 (ecosystem ecology)。由于 autecology (个体生态学) 和 synecology (群体生态学) 的概念容易混淆, 所以目前一般避免应用。生态学这四个方面是相互联系, 相互补

充，形成不可分割的整体科学。

种群生态学是研究同种生物个体集群在一定时间内某一特定空间范围的数量动态、特性分化和生态规律的科学，无论从理论上，还是在实践方面都具有重要的意义。

从理论意义上讲，种群和种群动态概念的引入，为生态学的发展开辟了一个新的领域。种群是由个体组成的，但不等于个体的简单相加，而是一个具有特定结构和功能的整体。从个体到种群是一个质的飞跃。种群除了个体所具有的特征外，又出现了群体水平才有的群体特征 (group attributes)。例如，个体有生有死，而种群则有出生率、死亡率和种群增长率。从群体水平来研究生物与环境之间的相互关系，与从个体 (有机体) 水平来研究完全不同。如果说个体生态学 (ecology of individuals) 和生态生理学 (ecological physiology) 是难以分开的话，那么，种群生态学则是完全独立的、典型的生态学分支学科。就种群与生态学其它分支学科的关系来看，首先，种群是物种存在的基本单位，个体是种群的组成要素；其次，作为植物种群来说，它还与群落的结构、分类、生态、演替等方面发生密切的联系。因为群落结构的分层是由各个种群的异龄个体成员组成，群落的优势度是根据种群个体的多度、频度和显著度来划分的，植物群落的分类是根据种群特征结合环境条件来进行的。因此，种群是群落的基本成分；种群生态是生态系统研究的基础。因为种群是个体、群落和生态系统之间的联结枢纽。任何类型的生态系统都有其特性，这种特性系各种组成成分相互作用的结果。因此，对于各种成分的特性及其功能的研究，尤其是对组成系统的优势种和基本介质的研究

是认识生态系统的前提，因为这些优势种的变化将导致系统的一系列变化。如果我们在研究生态系统时，对一些生物种群的生理生态特性以及它们的数量动态研究不够，必然影响对生态系统结构和功能的深入认识，特别是影响对未来生态系统发展或演变的预测。种群生态学对于研究物种的进化方面具有重大意义，进化生态学 (evolutionary ecology) 是近代生态学的一个热门领域。研究物种的进化是以种群为基本成分的，故种群是物种进化的基本单位。研究种群数量及其变动，无论在种群管理上还是在资源开发利用方面，都是一个极为重要的问题。

三、种群生态学的今昔

种群生态学的研究首先要追溯到马尔萨斯 (Malthus, 1798) 的《人口论》。它阐明了一个种群的大小，或者个体数量的多少，不仅取决于本身的生物学特性和繁殖能力，更依赖于必要的自然资源或生存空间所允许的限度。强调指出，不受限制的人口以几何级数增长，环境不可能维持所产生的种群，因而在动植物中的效果是种子的浪费、疾病和过早夭折。Malthus 在他的《人口论》中阐明了人口的增长与食物的关系，可以这样说，他在该书中表述了种群生态学的最基本的原理。Verhulst (1839) 和 Pearl 各自独立地提出了在有限资源条件下种群增长模型 (即 Verhulst 模型，或 Verhulst—Pearl logistic 模型，简称 logistic 模型)：

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

把数学方法引入了种群生态学，建立了种群动态的数学模型。达尔文（1859）把生物种群理论（人口论）引入了进化论，为种群进化奠定了基础。

Nageli 是第一个从事植物种群研究著名的植物学家。1874年他发表了第一篇植物种群论文，强调了种群数量的重要性，并提出了诸如出生率和死亡率，迁入与迁出，生长曲线，群集作用和过度繁殖的压力等方面来阐述数量动态，这些均属现代种群生态学的范畴。

植物种群生态学的开创性工作则是由英国 Tansley（1917）、苏联的 Suleatschew（1928）和美国的 Clements（1929）三人独立完成的，但由于本世纪廿年代植物生态学家倾注于植被描述，使植物种群生态学的研究一度中断。因此，植物的种群研究在近20多年才有较大发展。Harper（1977）克服了研究植物种群的困难，发展了植物种群生态学。他所著的《植物种群生物学》（Population Biology of Plant）则是植物种群研究的第一次总结，提出了植物种群生态学的基本理论和方法，以及以植物生活史为纲的植物种群动态模型。Jonathan W. Silvertown 的《植物种群生态学导论》（Introduction to Plant Population Ecology）（1982）是继 Harper《植物种群生物学》之后的又一本植物种群生态学专著，本书中提出了无性系种群，种群动力学与种群进化，种群统计学，生殖生态学，植物种群的调节、多物种干扰与弥散竞争、共存与生态位分离、如何确定植物的生态位等新理论和新方法。

对现代植物种群生态学的研究具有重要推动作用。

随着科学技术的迅猛发展，学科间的相互渗透，生态学的领域愈来愈大，研究对象愈来愈广。具有中枢作用的种群生态学更是一个热门中的焦点。虽植物种群生态学的研究在我国起步较动物种群生态学晚，但近几年在这方面的工作取得了较大进展，形势喜人。总括起来，植物种群生态学的研究进展表现在以下几方面：

①把种群作为一个生物系统的整体来研究，为深入研究种群内部和种群之间及外界的相互关系开辟了广阔的途径。作为生物系统的种群，其结构单元就是种群的个体，每个个体可按其龄级、性别、生活史阶段分为各个结构部件，即系统的各种参量（变量）。从而为研究这些参量网络彼此间的相互调节和制约、及其总体功能提供了现实性。

②在研究种群数量动态时，注意了解种和种群的生理生态特性，同时努力寻求能反映种群共性的综合功能指标，提高并简化监测和预测种群变化的方法。例如测定生物量（干重）时，通过种群个体生物量的动态测定，可以准确地了解营养链网中能量流动和物质循环的具体进程，了解调节能流和物质循环通路中的某些关键所在。根据 RNA 浓度与生物生长的速度的相关性，可从 RNA 的含量去计算生物生长的速度、生产量和生态系统中的营养元素动态。测量叶绿素的含量和组成，可以知道植物种群在群落结构中的地位，并可预测初级生产量的速度。用腺苷能量载体（ATP）指标，可以表明生物的功能协调比例，任何干扰变异都将影响能量载体的比例，它可在环境污染研究中定量地预测对生物有机体干扰的影响。某些高等植物对重金属污染的适应机制

表现为细胞壁的螯合作用，因此，测量其细胞壁可以检验该生物的解毒功能大小。同功酶也应用到测定生物生理状态和被污染状态的指标，且在国外广泛采用。

③种群适应对策的研究。把种群的生活史提升到种群适应对策的高度去认识种群密度和动态。Deevey (1947) 在存活曲线的三个基本形式和 Logistic 增长方程中的三个基本变量 (N 、 K 和 r 的基础上，提出了进化格局或适应格局。即在生物进化中，按种群动态类型划分为 K 派和 r 派。

K 派进化或适应：此类种群的密度比较稳定，经常处在 K 值周围。通常 K 派多为大型生物（如大型哺乳动物，大乔木），多分布在热带气候或安定的环境中，其种群大小常稳定在 K 值的饱和密度状态，较少大的波动。大个体能增加世代时间和降低 r 值。这种生态（适应）对策的优点在于，它能使种群较稳定地保持在 K 值附近，但不超过 K 值。

r 派进化或适应：该类种群所处环境多变而不稳定，因而种群密度经常处于变动之中。一般 r 派的种群多属微型生物，分布在寒温带。种群大小总是在 K 值水平上下波动或振荡。其自然选择往往是改变种群生活史的各个参数来增加 r （繁殖率）。这类种群个体小和寿命短都是有利于高 r 值的。

在自然界中， K 派和 r 派间还有各种过度类型，有的接近 K 派，有的接近 r 派，没有适应两种对策的极端情况。

通过密度动态划分适应派式，使我们深化了对物种生活史的生态学认识。种群对环境的适应及本身的进化均采用不同的对策。因此，人们在调节生物种群相互关系及合理开发利用生物资源时，也需要因势利导，对 K —对策者的资源保护工作应比 r —对策者更需重视，原因在于 K —对策者的种