

DANGDAIKEXUECONGSHU

动物的生态对策

陆建身

编著

当代科学丛书

*DONGWUDESHENG
TAIDUICE*



58.1

上海科技教育出版社

责任编辑 翁经义

当代科学丛书

动物的生态对策

陆建身 编著

上海科技教育出版社发行

(上海冠生园路393号)

各地新华书店经销 上海东方印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 3.75 字数 81,000

1989年7月第1版 1989年7月第1次印刷

印数 1—3,400

ISBN7-5428-0259-3

G·260

定价: 1.30元

引 言

在自然界，生物生生不息，它们以各自的生活方式分布在地球的各个角落。从热带到寒带，从陆地到海洋，从高山到盆地，从森林到田野，到处都有生物的踪迹。各种生物时而盛发，时而衰落，有的兴隆，有的灭亡，有些种类还会出现大爆发。

据历史记载，14世纪欧洲的老鼠和跳蚤大爆发，导致鼠疫菌大量传播，结果有2500万人染上“黑热病”丧生，欧洲人口因而减少了1/4。

本世纪初出生的人对1918~1920年间的流行性感冒大爆发至今还心有余悸。那场由病毒引起的“西班牙流感”波及了全世界，估计夺走了一亿人的生命，其中绝大多数还是青壮年。

蝗虫在中国历史上无数次大爆发，将灾难深重的中国农民推入深渊。中国古书对蝗灾的记述是：“遮天蔽日”、“漫山遍野”、“赤地千里”、“寸草不留”、“饿殍载道”……惨状不忍目睹。

40年代欧洲野兔被引入澳大利亚，数量急剧增加，短短几年后几乎遍布田野，将牧场变成了荒原，成为严重的“兔灾”，虽大量捕杀亦无济于事。幸亏在50年代引进了一种致命的粘液瘤病毒，才控制住兔子的数量，否则后果不堪设想。

北半球寒带冻土带的旅鼠，每隔四年就有一次大爆发。到时因鼠群过份拥挤，大量旅鼠外迁，浩浩荡荡侵扰居民村庄，

到达海边后还出现集体投海自杀的奇异景象。

与有些动物种群的大爆发相反,有些动物却日趋稀少,甚至灭绝。在自然界,“精明的捕食者”不会把被食者全部捕尽杀光,否则自身也难以生存。人类是自然界“最大的捕食者”,但有时却并不精明,过捕滥杀的结果使不少动物被人类消灭干净,等到人们醒悟过来,再想去拯救,往往为时已晚。有些濒危珍稀动物,尽管人们对仅剩的几只采取了不少拯救措施,但因数量已经过少,最终还是归于失败。“最小种群原则”在这里起了作用。

现代杀虫剂是人类文明的产物。在人与害虫的斗争中,杀虫剂的威力曾使人盲目乐观,以为灭绝害虫已指日可待。但几十年来实践结果表明,无论使用何种杀虫剂,都无法根绝任何一种害虫。由于杀虫剂不加区别地同时杀死了害虫的各种天敌,以及害虫往往比天敌更易产生抗药性,所以杀虫剂不仅不能根治害虫,还会污染环境,最终危害人类自身。

人类与鼠害的斗争也将旷日持久地进行下去。为了灭鼠,人类已投入了大量人力、物力、财力。成效如何,值得回顾总结。不真正了解鼠类种群的生态规律,很难制订出科学的防治策略。

每种动物的个体都不能脱离其同类群体而长期生存。作为一个能在地球上生存下去的物种,必然具备一系列适应性的生态对策。有的物种种群数量大起大落,但恢复力强,对环境变化抗性大。有的物种种群数量稳定,但恢复力差,对环境变化抗性弱。昆虫是地球上种类和数量最多的动物大类的,这是由它的群体生态对策所决定的,它们是生态学上的 r -对策者*。恐龙的灭绝原因尽管说法不一,但恐龙作为一种极端

* r -对策者和下面提到的 K -对策者详见第54页4·6。

的 K -对策者，不能适应白垩纪末的气候剧变，是其灭绝的重要原因。

种群生态学是研究种群的数量变动、空间分布、遗传规律以及生态对策的学科，是当前生态学研究的核心。种群生态学的理论不仅有助于揭示变化万千的各种生物现象，而且对指导人们合理利用生物资源和加强与害虫、害兽的斗争有重要意义。

本书从种群的群体特征开始，扼要介绍动物种群的结构和机能，从自然种群的波动特点引出动物的各种生态对策，最后将人类对于各种动物的利用对策和斗争对策也作了简要介绍。对叙述中无法避免的数学方程和公式，则尽可能作一些简化处理。总之，力求能以不大的篇幅勾划出当前动物种群生态理论的概貌。

目 录

引言	1
第一章 动物种群的结构特征	1
1.1 种群	1
1.2 出生率和死亡率	2
1.3 种群的性比和年龄分布	5
1.4 种群密度	7
1.5 动物个体的空间分布型式	9
第二章 动物种群的机能	11
2.1 动物的生物潜能	11
2.2 内禀增长率	11
2.3 种群的 J 型增长	13
2.4 种群的 S 型增长	18
2.5 更复杂的种群波动	22
第三章 自然界动物的种群波动	29
3.1 季节性波动	29
3.2 年波动——“大年”和“小年”	31
3.3 周期性波动	32
3.4 种群的大爆发	35
3.5 动物在新生境中的激增	39
3.6 人口爆炸	41
第四章 动物种群的生态对策	44
4.1 生境类型	44

4.2	体型大小及其生态意义	45
4.3	产子(卵)数和存活类型	47
4.4	密度制约和非密度制约作用	52
4.5	种群的相对稳定性	53
4.6	r -对策和 K -对策	54
4.7	动物类群的对策比较	57
4.8	生境和对策	59
4.9	种群动态和对策	61
4.10	迁移和散布	64
4.11	群聚和阿利氏规律	66
4.12	隔离和领域性	68
4.13	竞争与进化	70
4.14	捕食和寄生	74
第五章	人类的对策	81
5.1	资源的利用原则	81
5.2	最大持续产量的确定	83
5.3	最适持续产量	89
5.4	选择性猎取对策	91
5.5	多物种种群的猎取对策	92
5.6	变化环境内的猎取对策	93
5.7	物种的保护对策	94
第六章	对有害动物的防治对策	98
6.1	“猎取持续产量”	98
6.2	消灭种群的再思考	100
6.3	人与害虫的斗争	102
6.4	害虫的对策	103
6.5	防治的对策	105

第一章 动物种群的结构特征

1.1 种 群

“种群”(Population) 这个词汇当今已经经常出现在书本上和人们的口语中。通常,种群被理解为同一种生物(主要是动物)的群体,这种群体可大可小,大可至全世界共有的蓝鲸,小可至一块石头底下的蠕虫。在空间上,种群间可以镶嵌和混合,但群与群之间还是有某种程度的分隔。有些种群隔离界限很明显,例如某些岛屿上的蜥蜴种群与岛外同类种群可说是完全隔绝。但多数种群隔离界限不明显,而且随时间变化。如菜田内的蚜虫种群,可因收获和季节变化而移居或与其他同类种群混杂。当从具体意义上运用种群这一概念时,无论空间还是时间上的界线,多少带有人为的因素,而且常常是以研究的方便去划分的。

要给“种群”下一个严格而清晰的定义并不容易。不同学科的学者曾从社会学、人口统计学、生物学和生态学等角度给种群下过定义。从社会学角度看,种群是指一个国家或地区的居民(居住者)的总和;从统计学角度看,种群是从同类生物总体中抽出的样本;从生物学角度看,种群是指在一定时间内居住在一定空间区域内的同种生物个体的集合。而现代生态学还强调种群是彼此能交换遗传信息的同种生物个体的集合,因此近年来有些学者已开始把种群称为繁殖群。

种群不是个体的简单相加,它是由同种个体通过种内关

系组成的有机统一体。因此，种群除了具有有关个体的生物学特征，如生长、分化和自我调节等能力外，还有种群特有的群体特征，如出生率、死亡率、年龄分布、性比、密度、分布、增长型式等。这些特征只是在群体水平上才有意义，它们决定了种群的特殊组织和结构。

在实验室内饲养的动物群常称为实验种群，野外条件下的动物种群称为自然种群。自然种群一般具有三个特征：A. 空间特征——种群具有一定的分布区域和分布型式。B. 数量特征——种群数量随时间变动。C. 遗传特征——种群具有一定的遗传组成。

1.2 出生率和死亡率

出生率是动物种群最重要的特征之一。它是一个广义的术语，泛指任何动物种群产生新个体的能力，而不论这些新个体是通过何种方法产生的。通常以单位时间内产生的新个体数来表示。实际使用中，常区分为最大出生率和生态出生率（即实际出生率）。前者是指种群在理想条件下，生理上能达到的最大生殖能力，这是理论上的最大产量，自然条件下大多不能达到。但对于某个特定的种群来说，它是一个常数。在真实的或特定的环境条件下表现的是种群的生态出生率，它对种群来说并不是不变的，常随种群的组成、大小和自然环境条件的变化而变化。

在实际使用中，出生率一般不是针对全部个体数的比值，而只是对雌性而言，即以每个雌体的产子数为定义，故有时用繁殖率代替出生率更贴切。

死亡率是描述种群中个体死亡的指标。它大致上可说是出生率的反义词，但共有某些平行的概念，如死亡率也可用单

位时间内死亡个体数表示；又如死亡率同样也可区分最低死亡率和生态死亡率(实际死亡率)。最低死亡率是指种群在最适环境条件下，种群内的动物都活到了生理寿命才死亡，它是种群的一个理论上的常数。生态死亡率是种群在某特定条件下的死亡个体数，它也象生态出生率一样不是一个常数，常常随着种群状况和环境条件的变化而改变。

应当指出，种群的生理寿命是指种群处于最适条件下的平均寿命，而不是某个特殊个体可能具有的最长寿命。生态寿命则是指种群在特定环境条件下的平均实际寿命。显然，生态寿命远小于生理寿命。种群内的多数个体会死于被捕食、疾病或不良气候。如田鼠的生理寿命可达数年，但实际生态寿命只有几个月。

实际工作中要调查野生动物的种群死亡率比较困难，而且由于种群的存活数量对于我们的工作要比种群死亡率更有用，因此常通过测定存活率来推算死亡率。存活率是以开始时 1000 个体的存活个数表示的。存活率与死亡率两者的关系是：存活率 + 死亡率 = 1。

如以存活率为纵坐标，另以绝对年龄除以平均寿命而得的相对年龄为横坐标，就能画出一条动物的存活曲线，它能有效地比较不同寿命的动物。依照存活曲线的不同可把动物划分为三种基本类型(图1-1)。

A 型——凸型的存活曲线：这类动物幼年和中年的死亡率很低，存活率基本稳定。但进入老年后，死亡率上升，存活率下降。这说明种群内极大部分个体都能达到或接近生理寿命。果蝇、人类和许多哺乳动物的存活曲线属于此类。

B 型——对角线型存活曲线：曲线沿对角线下降，表示各年龄期的死亡率都相等。如淡水水螅和蛞蝓的死亡率在一生

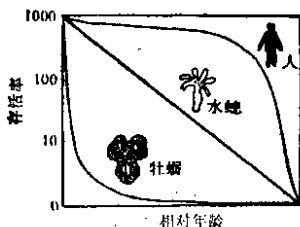


图 1-1 存活曲线的基本类型

中近似为常数，故呈典型的 B 型曲线。

C 型——凹型的存活曲线：幼体期死亡率很高，存活曲线急剧下降，但渡过此期后，死亡率就低了。牡蛎、各种海洋鱼类、无脊椎动物和寄生虫等就是这种情况。

当然，在自然情况下，动物的存活曲线一般不会这样典型、光滑，多数是介于两者之间或有某些变形。如许多大型哺乳动物，第一年的死亡率很大，但一年后死亡率就明显下降。到了以后随年龄变大，死亡率又逐渐上升。它们的存活曲线就介于 A、B 型之间。又如完全变态的昆虫，生活周期各阶段死亡率差别很大，从卵到幼虫、幼虫到蛹和蛹到成虫期会出现三个死亡高峰期，反映在存活曲线上就表现为阶梯形。

存活曲线的形状与亲代对后代的保护机制有关。不保护后代的动物，如多数昆虫和鱼类，存活曲线的内凹程度较大。当然，不保护后代的动物常能借助高产卵量得到补偿。高密度的种群的存活曲线也比较内凹。此外，种群的性比*和缺乏

* 性比：自然种群中雌雄个体的比数，是研究种群生物学和观察种群的指标之一。

食物等也会改变存活曲线的形状。

研究存活曲线的工作在生态学上是很意义的。人们可据以判断出任何种类动物在生命期中死亡率最大的关键时刻,然后分析原因,寻找对策。由于外界环境对动物死亡率的影响比对出生率的影响大,因此死亡率因素的研究,对于阐明种群数量变动现象具有关键性作用。

1.3 种群的性比和年龄分布

性比是种群数量变动的重要因素。性比首先影响到种群的出生率,影响的程度要看动物雌雄个体之间的关系。

动物的雌雄关系上,有一雌一雄制的,一雄多雌制的,一雌多雄制的,以及没有固定配偶而随机交配的。一雌一雄制的动物,种群成体中性比为1时出生率可能最高,如果性比不为1,则种群中总有一些个体没有配偶,出生率会受到影响。一雄多雌和没有固定配偶的动物,一般来说,雌的比例越大,出生率也就越高。一雌多雄的情况虽较少,但性比对出生率也有影响。

自然界中,动物种群性比为1的很少。脊椎动物出生时雄体常比雌体多。啮齿类出生时,两种性别相等,但三周后性比就变为约1:1.4(雌的个体数:雄的个体数)。鸟类中一般总是雌比雄多,但鸭科相反,是雄比雌多。昆虫中多数种类雄比雌多。哺乳类中美洲兔雄体多,松鼠则以雌体占多数。只有高等灵长类,包括人类,性比才近似为1。

种群的年龄分布是较之性比更重要、更复杂的特征,它既影响出生率,又影响死亡率。除了一年生的昆虫等一些短世代的动物不存在不同的年龄分布外,一般来说,动物的年龄结构是决定种群动态的重要指标之一。

动物的一生可分三个生态时期：前繁殖期、繁殖期和繁殖后期。各种动物的生命中，这三期的相对长短变化很大。现代人的这三个年龄期大致等长，各占生命期的三分之一左右。原始人的繁殖后期比现代人短得多。许多动物，尤其是昆虫，前繁殖期特别长，繁殖期短促，繁殖后期不存在。如蜉蝣和十七年蝉就是典型的例子。蜉蝣的幼虫在水中发育需要一到几年，但成虫只活几天；十七年蝉的发育史更长，近似达十七年，而成虫只生活一季。

由于动物的繁殖能力仅限于繁殖期才有，而死亡率则在前繁殖期和繁殖后期更高，因此种群的年龄结构对种群的未来是十分重要的。对种群年龄组成的分析常常是预测种群数量变化动向的重要因素。一般常用年龄金字塔(或称年龄锥体)来表示种群的年龄结构(图 1-2)。

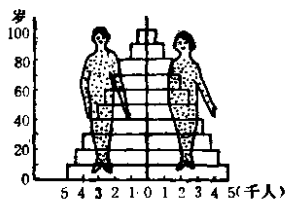


图 1-2 一个模式种群的年龄金字塔

年龄金字塔是从下到上用一系列不同宽度的横柱作成的图。横柱的宽度表示各年龄组的个体数所占比例，它的形状能说明种群变化的动向。一个基部宽顶部狭的年龄金字塔，表示种群中有大量幼体和少数老年个体，这样的种群出生率大于死亡率，是一个迅速增长的种群。反之则是一个数量趋于下降的种群。年龄金字塔的三个基本类型见图 1-3。

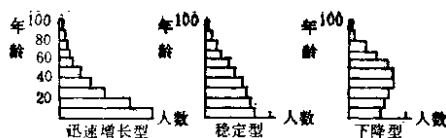


图 1-3 年龄金字塔的三个基本类型

1.4 种群密度

种群密度是指单位空间中的种群大小，通常以单位面积（或体积）的个体数来估计和表示。在野外，动物的种群密度在数量级上变动的范围很大，如节肢动物在每平方米的土壤中可达数十万，田鼠在每平方米最多数只，而鹿等大型哺乳动物可能在每平方千米不过几头，甚至更少。

实际工作中对于种群密度可用绝对测定和相对测定两大类方法。

一、绝对测定的常用方法

1. 直接统计法 常用于开阔地区，动物缺少隐蔽场所易于计数的情况。如通过航空测量来调查草原上的黄羊群，计数海岸繁殖区的海豹等。

2. 样方法 计数若干个样方中的全部动物个体数，然后根据其平均数来推算整个种群密度。数据必须经过一些生物统计处理以减小误差。

3. 标志重捕法 在调查区域中捕获一部分个体，进行标志，然后放回大自然。经过一段时间后进行重捕，根据重捕动物中标志数的比例，估计出该区域中个体的总数。假设该区域内全部个体总数为 N ，其中标志数为 M ，再捕个体数为 n ，再捕中标志数为 m ，根据总数中标志比例与重捕取样中标

志比例相等的原则, 则应有 $\frac{N}{M} = \frac{n}{m}$, $\therefore N = \frac{M \cdot n}{m}$ 。例如,

标志了 40 只小鼠, 放回后再捕到 20 只, 其中有标志的 5 只, 则

该区域小鼠总数 $N = \frac{M \cdot n}{m} = \frac{40 \times 20}{5} = 160$ 只。

4. 去除取样法 常用于调查小型哺乳类种群。方法是在样方中按网格或线路放置同样数量的夹子或其他捕器, 连续捕捉数夜。然后, 以每日捕捉的捕获数为纵坐标, 以捕获积累数为横坐标作图。假如被捕的概率保持相当稳定, 那么图中各点将沿直线下降, 一直到达零点(纵坐标), 这点就是调查面积上 100% 被捕的理论点, 它的横坐标代表了种群总数的估计值(图 1-4)。

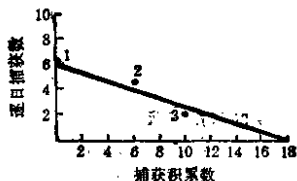


图 1-4 以逐日捕获数对捕获积累数作图法估计种群数量

当绝对密度难以测定时, 相对密度就成为有用的指标了。相对密度测定的不是种群的绝对数量值, 而是表示种群数量多少的丰盛度指数。

二、相对测定的常用方法

1. 捕捉估计 从捕捉结果得到一个大略的丰盛度估计。

2. 计粪堆数 在预知动物排粪频率的情况下, 根据单位面积上某时间内新增的粪堆数, 除以排粪频率, 再除以天数, 就

能估计种群的大致范围。

3. 计数动物的鸣叫声 主要适用于鸟类,应设计好一定路线,并要熟悉鸟类的鸣声。

4. 毛皮收购数量 从长期的收购记录可以了解种群数量波动。

5. 渔业统计 单位时间内拖网作业的捕鱼量是种群相对密度的指标。

6. 计数动物活动所形成的土丘、洞穴、巢和蛹等。

1.5 动物个体的空间分布型式

动物种群的个体在自然界具有各种不同的分布类型,归纳起来,大致可分三类;A. 均匀型;B. 随机型;C. 成群型(图 1-5)。

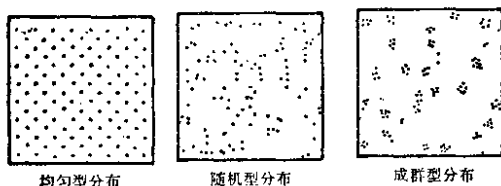


图 1-5 种群分布的基本型式

均匀型分布在自然界并不多见,它一般发生在分布上阻碍较少的环境,或者是在一些种群内,由于存在种内斗争,使个体各自保持大小相似的生存小圈。如英吉利海峡沿岸沙滩上的瓣鳃纲的樱蛤在分布上阻碍较少,呈典型的均匀分布。在凶猛鱼类和具有特殊领域的棘鱼类中,也会出现这类分布。

随机型分布仅见于单一环境和不表现聚合倾向的动物种

类。如蜘蛛类除了在交配期内，一般都独立生活而互不接触，它们表现为随机型分布。海岸潮间带的小蚌蛤由海潮冲刷而呈随机型分布。许多昆虫的幼虫，在密度较低时也多呈此分布，当密度较高时则会出现聚集倾向。高等动物中，北欧的驯鹿在冬季是随机分布的，但在春夏季则集群活动。

成群型分布也称斑点型分布，最为常见，在昆虫、鱼类、鸟类和兽类中都很普遍。人类也有集群特性。人类并不是随机或均匀地分布于地球各处的。全球以东亚及印度次大陆人口最集中，在各大陆以沿海区最集中，定居区内以城市市区人口最集中。但近年来，一些发达国家的城市集居情况发生了逆转。人口在市中心密度趋于减少，而在城市外缘则显著增加，由都市中心向四周呈波浪式扩展。

种群的空间分布类型的划分需要用到数学上的一些统计工具，如泊松分布，负二项分布， χ^2 拟合度等。下面介绍一种常用的泊松比率法。

假设对某个待测区任取 n 个大小一致的样方区，如以 $\bar{X}$ 表示每个样方内个体的平均数，以 S^2 表示偏离平均数的方差。这里， $\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n}$ ； $S^2 = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{n-1}$ 。 X_i 表示第 i 个

样方内的个体数。计算 $\frac{S^2}{\bar{X}}$ 的比率，

当 $S^2/\bar{X} < 1$ 时，表示待测区呈均匀型分布，

当 $S^2/\bar{X} \approx 1$ 时，表示待测区呈随机型分布，

当 $S^2/\bar{X} > 1$ 时，表示待测区呈成群型分布。