

高等学校教学用书

105985

昆虫种群生态学

徐汝梅 编著

北京师范大学出版社

高等学校教学用书

昆虫种群生态学

徐汝梅 编著

北京师范大学出版社

内 容 简 介

本书是根据教学需要所编写的教材。内容基础而且系统，并兼顾了理论和方法。全书除导论外，分为种群的空间图式、种群的数量变动、种间关系、系统探讨等四部分共 13 章，并附有试验安排。书中参考了国内外重要的教科书、专著及大量文献，也引入了作者的工作。其中涉及数学的内容，注意使非数学专业的读者可以顺利地阅读和自学。本书供农业院校植保专业、综合性大学昆虫学专业高年级学生及研究生，以及师范院校昆虫学、昆虫生态学的研究生作为教材使用。并可供植保、生态、昆虫等专业的科技工作者参考。

序

随着人们对自然认识的加深，对生态学的概念亦随之在改变。但不论从理论上或从生产实践上，种群生态学始终是生态学的核心问题。汝梅同志写这本书，正抓住了昆虫生态学的核心。

解放 30 多年来，我国昆虫生态学的发展一直依赖于害虫防治实践的进展，同时，反过来又指导着害虫防治水平的提高。害虫防治工作已经取得举世瞩目的成就，书也出版了多本，但我们还未见出版过一本比较理想的昆虫生态学。汝梅同志写这本书，正好填补了这个空白。

我认为，这本书的突出优点是：在论述个体群的动态中引入了系统科学概念；把传统的定性生态学推进到定量的新阶段。这些是本书优于国内、外同类书的特点。本书的另一特点是：大约有一半篇幅的内容是属于方法论的。由于作者本人曾做过大量这方面的研究，所以他不但收集了国内、外有关资料，而且在对这些资料的适用度的评价上有充分的发言权。他把自己的体会无保留地提供出来，是特别宝贵的。

以上是我有幸先睹本书原稿后的一些粗浅认识。

作者在《前言》中写道：“在教这门课时深感缺乏一本符合教学需要的、基础而且系统的、兼顾理论和方法的教科书”。现在，汝梅同志自己实现了这一愿望。我相信，所有开设《昆虫生态学》的大专院校——尤其是农、林院校的教师、本科生、研究生，都会为本书的出版而感到高兴；所有从事害虫测报和害虫治理工作的同志，也会因从中得到知识更新而感到高兴！

管致和

1985年12月于北京

前 言

昆虫种群生态学在生态科学和生产实践中具有突出的理论、方法论和应用的价值。笔者在教这门课时，深感缺乏一本符合教学需要的、基础而且系统的、兼顾理论和方法的教材。因此，在收集和浏览国内外一些重要教科书和专著的基础上，又按各章收集了一些重要的文献，写成了这本浅作。本书在强调基础理论和方法时，也注意力图反映国内外的一些新动向，如数学生态学和化学生态学等方面的成果。同时，也将自己工作中的一些体会和粗浅认识写了进去，以便交换看法和讨论。

为配合教学，我们设计了12次计算机试验(每次约3学时)。但因篇幅所限，只在最后列出了试验的内容和安排。

生态学领域之广，发展之快，文献之多，实在是使人目不暇接，又限于本人的水平，遗漏、错误和不妥之处当必不少。敬望读者多多指正。

在研究工作和学习中，马世骏先生、林昌善先生等均给予了难忘的教诲和指导。许多同行、共事者的支持和交谈，同学的提问和督促都是要深表感谢的。

徐汝梅 于北京

目 录

序

引论	(1)
一、生态学的定义	(1)
二、生态学的发展简史	(2)
三、昆虫种群生态学的研究范畴和意义	(4)
参考文献	(6)
第一部分 种群的空间图式	(7)
第一章 种群的空间图式	(7)
一、测定昆虫种群空间分布图式的主要方法	(8)
(一) 第一类: 频次比较的方法	(8)
(二) 第二类: 用方差 (V) 与平均密度 (M) 描述聚集的程 度	(14)
(三) 第三类: 以平均拥挤度为指标	(17)
(四) 第四类: 以两个个体落入同一样方的概率与随机分布 概率的比值为指标	(19)
二、述评	(21)
(一) 频次比较的方法	(21)
(二) Taylor 的方法	(23)
(三) Iwao 的方法 (包括改进的 Iwao 模型)	(24)
(四) 空间图式的时序动态	(27)
(五) 我国的研究状况	(31)
三、资料代换	(31)
(一) 频次比较的方法	(32)
(二) Taylor 的方法	(32)
(三) Iwao 的方法	(32)
(四) 资料代换的检验方法	(33)

参考文献	(34)
第二部分 种群的数量变动	(38)
第二章 种群密度及其估值	(38)
一、种群密度	(38)
二、种群密度的估计方法——抽样技术	(39)
(一) 样本平均数的置信区间估计	(39)
(二) 理论抽样数的确定	(40)
三、小结	(55)
参考文献	(58)
第三章 生命表及其分析	(61)
一、特定年龄生命表(水平生命表)	(62)
二、特定时间生命表(垂直生命表)	(64)
三、生命表举例	(68)
四、如何测定 l_x	(76)
五、关键(主导)因子分析	(76)
六、建立生命表过程中值得注意的几个要点	(81)
参考文献	(83)
第四章 种群数量变动及表达种群增长的基础理论模型	(85)
一、种群变动的表达方式	(85)
(一) 种群曲线	(85)
(二) 世代直方图和世代曲线	(87)
(三) 线性标度与对数标度	(87)
(四) 死亡率和存活率的表达方式	(89)
二、种群、种群动态及其数学表达(数学模型)	(91)
(一) 种群和种群动态	(91)
(二) 种群动态的数学表达(数学模型)	(95)
三、种群的内禀增长力 (r_m)	(97)
(一) 定义	(97)
(二) 如何测定 r_m	(98)

(三) 例证及解释	(101)
(四) 种群动态的第一定律及第二定律	(108)
四、种群的指数增长	(109)
五、种群的逻辑斯蒂增长	(111)
(一) 逻辑斯蒂方程(logistic equation).....	(111)
(二) 逻辑斯蒂方程的拟合和应用	(114)
(三) Wangersky 和 Cunningham 的时滞逻辑斯蒂方 程	(122)
六、R. May 对单一种群简单模型的定性分析	(123)
七、种群增长的随机模型	(125)
八、种群的周期性波动	(128)
参考文献	(132)
第五章 种群参数、 r - K 选择和存活曲线	(134)
一、出生率和 r - K 选择	(135)
(一) 有关生殖率进化的理论	(136)
(二) 昆虫的例子	(141)
(三) r - K 选择理论在害虫发生和生物防治中的应用	(145)
(四) 影响种群出生率的因子	(151)
二、死亡率和存活曲线	(152)
(一) 死亡率和存活率	(152)
(二) 存活曲线	(152)
(三) 昆虫的存活曲线	(156)
(四) 影响种群死亡率的因子	(160)
三、迁入(Immigration)和迁出(Emigration)	(164)
(一) 进化的考虑	(165)
(二) 实验和例证	(167)
(三) 运动的模拟	(172)
参考文献	(180)
第六章 密度制约作用及种群调节理论	(183)
一、密度制约作用	(183)

(一) 定义	(183)
(二) 测定方法	(184)
(三) 争夺性和分摊性竞争	(194)
(四) 密度制约作用的机理和途径	(195)
二、种群调节理论	(199)
(一) 最早的种群调节理论——生物学派和气候学派及其论战	(199)
(二) 折中理论	(204)
(三) 自调节学派	(206)
(四) 进化学派	(206)
(五) 小结	(210)
参考文献	(213)
第七章 种群数量的动态模拟	(216)
一、引言	(216)
(一) 种群系统	(216)
(二) 造模的一般步骤	(225)
(三) 灵敏度分析 (sensitivity analysis)	(230)
二、回归模型	(232)
(一) Morris 的多元回归模型	(232)
(二) 其它应用实例	(235)
三、Varley 和 Gradwell 的模型	(238)
四、矩阵模型 (matrix model)	(243)
(一) 转移矩阵	(244)
(二) 矩阵的代数特征	(246)
(三) 矩阵模型的灵敏度分析	(248)
(四) 矩阵模型的发展	(250)
五、von Foerster 等人的模型	(255)
参考文献	(257)
第三部分 种间关系	(260)
第八章 植食性昆虫与宿主植物之间的关系	(262)

一、以植物为食的困难	(262)
(一) 在植物上生活的难处	(263)
(二) 在植物上取食的物理学问题	(264)
(三) 在植物上取食的营养学问题	(265)
二、昆虫对植食性的适应	(268)
三、作为毒素的植物次生性化学物质	(271)
四、昆虫对植物次生性化学物质的利用	(274)
(一) 寻找宿主植物	(274)
(二) 鉴别宿主植物	(276)
(三) 昆虫的取食选择	(278)
(四) 植物与昆虫间激素的相互作用	(280)
(五) 昆虫信息素	(284)
(六) 昆虫的防卫物质	(285)
五、植物与植食者的协同进化	(286)
参考文献	(287)
第九章 两个相互竞争的物种	(289)
一、Lotka-Volterra 的竞争模型	(289)
二、Lotka-Volterra 竞争模型的试验论证	(293)
三、包含稀释项的竞争模型	(300)
四、带有时滞的竞争模型	(302)
五、生态位理论	(303)
(一) 生态位的概念	(303)
(二) 竞争排斥原理	(307)
(三) 竞争能力的进化	(311)
(四) 生态位的定量描述	(313)
参考文献	(316)
第十章 捕食者与猎物种群的相互关系	(318)
一、数学模型	(318)
(一) 微分方程定性结论的生物学解释	(319)
(二) Lotka-Volterra 的捕食者-猎物模型及其发展	(320)

(三) 离散世代的差分模型	(325)
二、实验论证	(327)
三、功能反应、数值反应和联合作用	(331)
(一) 功能反应	(332)
(二) 数值反应及两者的联合作用	(334)
四、“深谋远虑”的捕食者和有效的猎物	(337)
参考文献	(338)
第十一章 宿主与寄生者种群的相互作用	(339)
一、Nicholson 和 Bailey 模型	(339)
二、考虑寄生者种群的密度制约作用	(341)
三、考虑时滞作用	(345)
四、宿主的非均匀分布和寄生物的非随机搜索	(350)
五、宿主与寄生物的同步性	(353)
六、包含宿主密度、寄生物密度和气象因子的数学模型	(356)
参考文献	(358)
第四部分 系统探讨	(359)
第十二章 害虫种群的系统探讨和综合管理	(359)
一、害虫种群动态的系统探讨	(360)
二、自然控制中的生态过程	(368)
(一) 种群的自调节作用	(368)
(二) 天敌的控制作用	(368)
三、经济阈值	(372)
四、小结	(381)
参考文献	(381)
第十三章 种群能量学	(386)
一、能量、食物链和生态效率	(386)
(一) 能量	(386)
(二) 食物链	(391)
(三) 生态效率	(393)
二、昆虫的例子	(397)

参考文献	(405)
附录 试验安排	(407)

引 论

一、生态学的定义

Ernst Haeckel (1869) 最早给生态学 (ecology) 下了明确的定义, 即: “生态学是动物与其有机环境及无机环境的全部关系”。但这定义未免太广泛, 以致可以说, 如果这就是生态学, 那么很少有什么不是生态学了。

Charles Elton (1927) 在其著名的“动物生态学”一书中, 称生态学为“科学的博物学” (scientific natural history)。这种提法虽然很符合当时生态学发展的历史背景, 但仍然过于笼统。

Andrewartha (1961) 认为, 生态学是对有机体的分布和数量的科学的研究。这是一个明确、严格的定义, 也反映了当时以种群生态学为中心的发展趋势。

Krebs (1978) 修正了这个定义。他认为 Andrewartha 的定义是静态的, 并忽略了“相互作用”这一重要概念。因而, 应改为“生态学是对决定有机体分布和数量的相互作用关系的科学研究”。

Price (1975)、Hutchinson (1965)、Simpson (1964) 等则强调了生态与进化的关系。Price (1975) 的定义是: “生态学是对进化过程的环境的研究”。换句话说, 给定种群的结构、生态条件, 以及种群的遗传变异的时序变化, 选择的行动就是确定的了。

系统生态学的创始人之一 E. Odum (1963) 认为生态学是

对自然界的结构和功能的研究。

我国著名生态学家马世骏对生态学所下的定义是：“生态学是研究生物的生存条件，生物群落与环境系统之间相互作用的过程及其规律的科学”。

后两个定义反映了生态学的现代发展趋势，将系统科学的概念引入了生态系统的研究。强调了生物系统与其环境系统之间的相互作用和对生态系统的结构、功能分析。

对生态学的不同定义，反映了在生态学发展的过程中，不同作者对生态学研究的重点和核心内容的看法。因而也反映了生态学的发展趋势。

二、生态学的发展简史

生态学根源于博物学，故与人类本身一样古老。原始的部落依靠打猎、捕鱼和采集食物为生。他们需要有关“何时何地才能找到猎物”的详尽知识。农业的出现，更增加了对植物和家畜的应用生态学的需要。

作为专门的科学研究，则是在欧洲 16 世纪文艺复兴之后。

Graunt (1662) 进行了人类种群的数量研究。他强调了对人类种群数量化地测定出生率、死亡率、性比和年龄结构的重要性。

Leeuwenhoek (1687) 是第一个试图计算动物物种的理论增长率的人。他计算了理论上 1 对腐蝇在 3 个月中可产生出多少只蝇子。

Malthus (1798) 指出，人口是按几何级数增长的 (1, 2, 4, 8, ...)，而食物供应的增长不会大于算术级数 (1, 2, 3, 4, ...)。因而，繁殖必被食物的生产所制约。

1841 年，Doubleday 提出，每当一个物种受到威胁时，自然界就会产生一种相应的作用力来维持它。其方法就是增加其成

员的生育力。营养不良的人口，种群的出生率最高；而营养好的出生率最低。

Quetelet 在 1835 年指出，虽然种群具有按几何级数增长的潜在能力，却被对种群增长的阻力所平衡。1838 年他的学生 Verhulst 建立了逻辑斯蒂方程。后者至今仍是生态学中的基础模型之一。

早期生态学的许多发展是来源于一些应用领域的。其中较重要的有：农业害虫及医学昆虫的预测和防治、天敌昆虫的研究和生物防治、人口预测、渔业及植物生产力生态学等。但发展成为一门具有比较完整的体系的科学，则是在本世纪 30 年代。当时，通过种群生态学和群落生态学的研究，建立了本学科的方法论和部分理论。40 年代到 50 年代，是实验生态学和种群生态学的迅速发展阶段。随着数理统计和电子计算机在生态学中的广泛应用，由定性走向比较精确的定量，从单因素试验和分析转向多因素分析，形成了 50 年代末到 60 年代初以种群生态学为中心的研究潮流。到了 60 年代，以生理生态和种群生态为基础，新系统论的渗透和电子计算机技术的迅速发展，为生态学的新发展奠定了理论的和方法论的基础。由于工业发展和人口爆炸而带来的一系列重大问题，自然资源的耗竭，环境污染问题等等，使人们日益认识到“生态危机”的严重性。而这些问题又极其复杂，不仅包含生命系统、非生命系统的相互作用，还包含社会、经济、心理等许多因素。各变量之间的相互作用，形成了一个极其复杂的网络结构。这时，很自然地，生态学的发展又经历了一次巨大的飞跃，进入了以系统生态学为中心的新时期。

这个新的发展的指导思想是新系统论和管理科学。从方法论上是从单因子到多因子，从线性到非线性和网络结构，从确定型到随机型，从封闭系统到开放系统，从平衡态到远离平衡态的发展；从内容上则包含了系统科学、管理科学、生态科学、社会

学、经济学等诸多方面的内容；在应用上则促进了城市生态学、农村生态学、经济生态学、区域规划等的深入研究和发 展。

三、昆虫种群生态学的研究范畴和意义

昆虫种群生态学是以昆虫为研究对象，在种群(population)的集成水平上进行研究的生态学。(种群指在一特定时间里、占据一定空间的同一物种的有机体的集合)。

生态学的研究可以在不同的集成水平上进行，主要是个体、种群、群落和生态系统四个水平。分别称为生理生态学(个体生态学)、种群生态学、群落生态学和系统生态学。随着系统科学的深入渗透，可以把昆虫种群作为一个系统。或者以昆虫，或者以该昆虫的寄主植物为中心，对其所处的生态系统整体进行研究。简称之为对该昆虫种群的系统探讨(systems approach)。

现代生态学虽然已经进入了系统生态学的时代，种群生态学(无论从经典意义上的种群生态学还是在系统理论指导下的种群生态学)仍不失为现代生态学中的一个极其重要的领域。对系统结构和功能的深入认识，离不开对单个组分及组分间相互作用的了解。因此，对种群的分布和数量变动、种间相互作用的研究，是研究生态系统的基础。

昆虫生态学在生态学的发展中具有极其重要的地位。回顾生态学的发展，许多重要的生态学理论、学说和方法均来源于对昆虫的研究。其中，昆虫种群动态和管理的研究，对种群动态、数学生态学、种群调节学说的发展；昆虫种群能学对能流概念的发展；昆虫生物防治的研究对捕食、竞争、寄生等种间关系的理解和定量描述；植食性昆虫与宿主植物的相互关系的研究对植物—植食者间的协同进化和化学生态学等，均起了重大的作用。这也是不足为奇的。农业昆虫和医学昆虫是人类发展历史中生产和生活中的大敌，因而研究得较多，积累的资料和知识也极

丰富。再者，由于昆虫种类多，数量大，繁殖力高，生活周期短，因而是试验室和田间试验的理想材料。

马世骏（1979）认为，我国昆虫生态学的发展，在解放后的30年里，大致可以分为三个阶段。第一阶段从1949—1958年，研究的内容主要是重要害虫的田间发生规律及一般的生态习性，也相应地进行了以生理生态特性为主要内容的实验生态学研究。第二阶段从1961—1965年，研究的中心是种群生态学的数量动态和空间动态。随着粘虫迁飞问题的突出，行为生态学亦有了迅速的发展。第三阶段从1972年开始，进一步向深度和广度发展。主要表现在数理生态学的研究，也开展了昆虫群落调查及农业生态系统的探讨。

马世骏（1979）还概括了我国昆虫生态学发展的特点：

1. 以重要经济昆虫为研究对象，密切结合农、林、牧业生产、水利工程设施、卫生保健和环境保护工作。

2. 不断向深度和广度发展：50年代，从一般描述性的发生规律研究开始，其后逐渐开展了以生理生态特性为基础的实验生态学工作。60年代开始利用电子计算机进行多因素分析，并运用生物化学及生物物理学手段，探索行为生态机理和种群动态的理论研究。70年代更进一步向纵深发展，开始了生态系统的物质循环研究。

3. 新学科和新理论的相互渗透，加强了生态学的多学科基础。70年代以来，随着新系统论、现代控制论和数学、化学、物理学等新成就的进一步渗透，促进了我国生态学的发展。其中的系统工程学原理及系统分析等若干新的数理分析方法，正有助于我国的生态学迈入更精确的数量科学阶段。

在我国，昆虫种群生态学的研究具有较雄厚的基础。我国幅员辽阔、昆虫资源丰富。我国有世界上最庞大的植保研究和测报系统。在党的三中全会路线的指导下，在四化建设的推动下，我国