

目 录

前言.....	vi
主要符号的说明.....	viii
第 I 章 生态学与种群生态学.....	2
第 1 节 种群.....	2
第 2 节 生活的层次.....	8
第 II 章 历史的写照.....	15
第 1 节 种群生态学的来源(1)——人口统计学.....	15
第 2 节 种群生态学的来源(2)——应用昆虫学.....	20
第 3 节 种群生态学的来源(3)——其他.....	24
第 4 节 日本的动物生态学.....	26
第 III 章 种群的增殖.....	32
第 1 节 出生率.....	32
第 2 节 生命表.....	38
第 3 节 存活曲线.....	42
第 4 节 个体数量的指数增加与自然的内禀增殖力.....	49
第 5 节 逻辑斯谛(Logistic) 曲线.....	58
第 6 节 世代不连续的场合.....	65
第 7 节 逻辑斯谛曲线的成立条件.....	69
第 8 节 非逻辑斯谛的增殖.....	72
第 9 节 与密度有关的因素和密度无关的因素.....	76
第 10 节 植物种群重压增加的逻辑斯谛性.....	80
第 11 节 概率论模型(或随机模型).....	82
第 IV 章 密度效果与拥挤效果.....	87
第 1 节 密度效果.....	87

第2节	密度效果的内容——实验室内	92
第3节	密度效果的三种类型	94
第4节	世代不重叠的种群增殖	97
第5节	在野外的密度效果	100
第6节	拥挤效果	111
第7节	间隔聚集	121
第V章 动物种群与气候 125		
第1节	地理的分布与气候	125
第2节	日照效果	131
第3节	温度	135
第4节	变温的效果	142
第5节	有关小鸟每窝卵数地理变异的蜡山模型	145
第6节	气象与个体数量变动	149
附:	用温量指数与干湿指数来划分生态气候	155
第VI章 扩散及迁徙 160		
第1节	扩散及迁徙	160
第2节	扩散的经验模型	163
第3节	随机扩散	166
第4节	扩散的模拟	173
第5节	与密度无关的迁徙在种群动态中的作用	179
第6节	与密度有关的迁徙	183
第7节	型变及其相似现象	188
第VII章 食者与被食者 193		
第1节	种间关系的分类	193
第2节	Lotka-Volterra模型	198
第3节	Nicholson-Bailey模型	201
第4节	Nicholson-Bailey模型与Lotka-Volterra模型的关系	205
第5节	Lotka-Volterra模型及Nicholson-Bailey模型	

	的“实证”	207
第6节	对Lotka-Volterra模型的评议及 Royama模型	214
第7节	Iylev 模型	220
第8节	Holling 模型	222
第9节	寄生者与寄生者之间的密度效果	227
第10节	在自然中的寄生者与捕食者	229

“每种在自然状况下的动物都在有规则地繁殖下去；但是对于某一个早已固定的种来说，它的数目显然不可能有任何大量的递增，因而也一定受到某些方面的制约。可是，……很难明了这种限制的实质是什么。……因此，我们就不得不作出这样的一个结论来说，某一个种的数目将会众多或者稀少的现象，是取决于我们通常还没有明了的一些原因。”

——达尔文《贝格尔号航海记》第8章

（中译本《一个自然科学家在贝格尔舰上的环球旅行记》第262—263页）

“自然界中的有机体也有自己的人口规律，不过这种规律还完全没有被研究过，而证实这种规律，一定会对物种进化的理论有决定性的意义。”

——恩格斯《反杜林论》第一编，七（中译本第66页）

第 I 章 生态学与种群生态学

第 1 节 种 群

种群 (population, Population, популяция, 个体群): 这个术语是指生活在有限空间内的或多或少有一致特征的同一种类生物个体的集体。一个种群具有以下三点特征。

i) 具一定的分布区。

ii) 每单位面积的个体数量 (种群密度) 是变动的。虽然如此, 某种群的密度 (以至体型大小富于变化的生物的生物量) 一般保持基本上一致的水平。

iii) 具一定的遗传组成。

分布 (distribution, Verteilung, распространение): 在河溪中生活的鱼类当中, 麻哈鱼科的玛红点大麻哈鱼 (*Salvelinus malma*) 是生活在最上游的。近缘种马苏大麻哈鱼 (*Oncorhynchus masou*) 则是生活在与其相连的略为下游。据今西 (1951) 研究, 其境界常是在最暖月的最高气温 $13\sim 15^{\circ}\text{C}$ 的地方。两者生活的河流, 其种的分布区是不太重叠的。可是玛红点大麻哈鱼和马苏大麻哈鱼的分布, 并不是只决定于它们生理上的水温抗性或水温选择性。为什么在没有玛红点大麻哈鱼分布的河流中, 比上述温度的水温还要低的上游, 常常会有马苏大麻哈鱼的分布, 而在没有马苏大麻哈鱼分布的河流, 却在下游有玛红点大麻哈鱼分布?

在没有地形的障碍（海和沙漠等）下，动物的分布常局限于一定的范围时，许多生物学家多认为气候、土质、水等无机因素的变迁是分布的障碍。毫无疑问，多数动物的分布，在陆地上以气温和雨、在水中以水温和水质起决定性作用的。可是一个种分布于水温 $13\sim 15^{\circ}\text{C}$ 的范围，未必该种就不耐其更高或更低的水温。因此不如说，生理上可以分布于较广的范围，但是上述玛红点大麻哈鱼及马苏大麻哈鱼由于近缘种的种间矛盾，其分布却受到限制。因此，在其他种不存在的河流里，往往可以超越这个界线而扩大其分布范围。

也有这样的例子，即使不存在对抗种，而由于在生理上具有分布可能的气候、食物条件的土地上存在天敌，以致限制该种的分布。美国白灯蛾 (*Hyphantria cunea*) 是从美国侵入日本的害虫，取食樱、瑞木、悬铃木、柳等落叶阔叶树，发生时在行道树和庭院树上都可以见到，但在森林中并不繁殖。其原因也许主要是森林中天敌较多的缘故 (Itô 和 Miyashita, 1968; 伊藤〈作者〉, 1972)。

这样，生物的分布是生理学的课题，同时也是生态学的课题。

种群的分布区与种的分布区有何区别？种不论有无现实的关系，虽生活在各种场所，但都是形态相同，且能相互杂交的集体。种群则是在不太长的时间内，相互之间有现实的联系和交流的集体。羚羊分布于本州、四国、九州等地，但日本中的羚羊不应说是一个种群而可以称为“加贺白山的羚羊种群”，这时白山周围的羚羊种群在羚羊的种——种社会——中，或多或少地包含有基层单位的意义。不过研究种群最方便的方法是以调查地区为单位的。如“甘蓝地的菜白蝶种群”，“ $\times\times$ 区的麻雀种群”等。

水产资源学上常常用 stock (群体) 这一术语。同种的

鱼在海洋中也决不会混淆的，不同地区各有其大致独立的几个繁殖种群，称为地理种群。例如大麻哈鱼群是具强烈的母河流回归性的。弗雷塞河(加拿大)的红大麻哈鱼 (*Oncorhynchus nerka*) 一定是由于弗雷塞河的特殊气味、海流或地形，而导致红大麻哈鱼只集中到弗雷塞河上，在海洋中也混居着其他河流的红大麻哈鱼 stock, 但仍保留着 stock 的意义。所以严格地说 stock 是相当于种群的意义的 (Gulland, 1971)。

个体数量：一定地表面积中的生物个体数量，称为种群密度 (population density, Populationsdichte, плотность популяции, 个体群密度) 或只称密度。关于种群密度必须区分两个概念，即密度的平均水平 (level, Niveau, уровень) 及其变化的个体数量变动 (fluctuation, Fluktuation oder Massenwechsel, колебания)。

动物是常会大发生 (outbreak, Massenvermehrung, массовое размножение) 的。1948年北非洲各地遮天蔽日地出现沙漠蝗 (*Schistocerca gregaria*) 侵袭 (图I-1)。1965



图 I-1 1948年北非洲的沙漠蝗大发生 (Ashall博士摄影, 经Centre for Overseas Pest Research. 的许可)

年日本出现十年来基本上已不成问题的美国白灯蛾(*Hyphantria cunea*)大发生,报纸上也有登载。自1970年以后,在冲绳美丽的珊瑚礁有巨大的长棘海星(*Acanthaster planci*)大发生,造成珊瑚的大害。

这样的大发生,往往危害人类生活,为全世界所注意。因此,动物个体数量经常变动的事实是容易理解的。近来种群生态学的主要课题就是研究种群数量“变动”的原因。但是,还有一个重要的概念——水平概念却未引起重视。

动物采集家很常用“珍贵种”及“普通种”这两个术语。这个术语,不仅是指种群数量的变化,而且是表示其平均水平是经常长年累月地大致保持稳定。例如金凤蝶(*Papilio xuthus*)自过去数百年来,在日本本州一直是普通常见的蝶,菜白粉蝶(*Pieris rapae crucivola*)除了在冲绳及北海道以外,在日本一直保持着普通种的地位,最低限度也有100年,但黑灰蝶(*Strymonidia w-album fentoni*)或淡黄斑蝶(*Parantica sita nipponica*)则决没有前两者那样多。再如,大城市

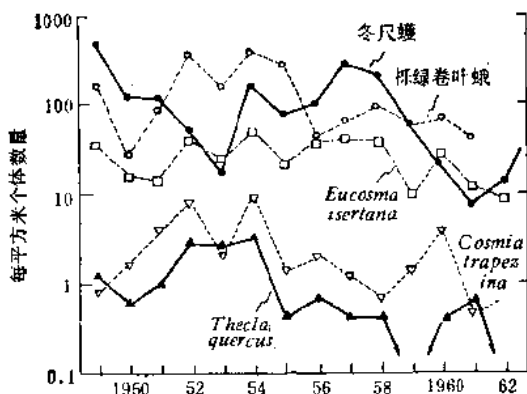


图1-2 韦克斯福德附近柞树林中数种鳞翅目昆虫的数量变动
(据Varley & Gradwell, 1963作图)

人人都知道的一个例子是金凤蝶和乌凤蝶 (*P. protenor demetrius*) 本来都食同样食物 (柑桔), 但城市内却常常以金凤蝶较多。反之, 城市以外是几乎没有的。

图1-2 是英国栎树林中数种取食栎树的鳞翅目昆虫同时调查的例子。这个图是用对数来量度的, 所以个体数量的变动比真数印象强烈。例如尺蠖蛾之一种〔冬季羽化的一种尺蠖: 冬尺蠖 (*Operophtera brumata*)〕的个体数量每平方米密度变动于10至500之间, 尽管如此, 冬尺蠖和栎绿卷叶蛾 (*Tortrix viridana*) 的个体数量总是比较多的, 而绿灰蝶的近缘种 *Thecla quercus* 和冬夜蛾之一种 *Cosmia trapezina* 的个体数量却总是比较少。在这里, 尺蠖蛾就成为“普通种”, 密度的变动幅度达50倍, 每平方米的虫口密度大致上为100时, 可认为是普通种水平的偏倚。

有时也会有这种情况, 即个体数量的变化, 与其看成是已稳定水平的偏倚不如看作是水平本身的变化。过去曾在日本各地经常见到的, 今天在佐渡只不过仅有的数只朱鹮 (*Nipponia nippon*), 也会属于后者的例子。然而这两者是不可能具有明确的分界线的。

种群具有大致上一定的遗传组成。例如同是美国白灯蛾, 加拿大品系的幼虫脱皮6次, 而美国大部分的品系和第二次世界大战后侵入日本的品系则脱皮7次。还有, 北美洲的北、中、南部, 其光周期与滞育的关系也是不同的。这些都是昆虫适应各种气候带及在进化中形成的差异, 因而同种范围内种群变动的特征也是不同的。此外, 根据种类不同, 也有种群中存在遗传型或表现型的多型现象¹⁾(polymorphism)

1) 广义上, 亚种和美国白灯蛾的例子那样趋势的变化 (cline——渐变群) 也是包含在多型内的。但在这里则把同一地区内, 通过遗传基因的交流成为一个整体的种群, 所产生一定形状的变异, 才叫作多型。

的。例如黄背稻虱的种群中有不同翅型的各种比率，即适于长距离迁飞的长翅型和适于繁殖活动的短翅型（属于表现型多型）。在狐狸的种群中，存在一定比率的黑毛个体（银狐）（属于遗传型的多型）。这种多型现象对个体数量变动的方式影响甚大。

种群生态学 (population ecology, Populationsökologie, экология популяции, 个体群生态学)：是种群层次的生态学。其目的是（1）了解某地区内某时间序列上生活的种群“数量”，（2）是否维持在一定的水平上，及其维持，即调节的机制，（3）了解个体数量变动的原因，（4）如上述的分布及（5）进化，种群生态学应该是一个很重要的领域。

此外，还强调决定个体数量的水平及其变化动态的研究方法，特称为种群动态论 (population dynamics, Populationsdynamik, динамика популяции)。从联系到人类生活的角度上看，种群生态学的静的、记载的一面，归根到底是为动态研究作好准备的，在这个意义上种群生态学也可说成是种群动态论。

Population这一术语，有 people的意思，是从拉丁语的 populus 派生出来的。这个术语使用了具体的意义和抽象的意义两方面。前者如“日本人的 population 是1亿”，或“某岛的信天翁鸟的 population 有15只”的场合下，而把人类特称为人口（中国对其他动物也用鸟口、虫口等术语）。后者在“人口问题”上，表现为某种集体 (ensemble)。统计学上把这个概念扩大到非生物方面，用来表示抽取样本的总体，即所谓母集团。人类的种群生态学就是人口统计学 (demography)，理解为人类的 population，即居住于特定地区的人群“the group of people inhabiting a particular area” (Clark等, 1967)。这就与人口统计学很类

似，所以德国的 Schwerdtfeger (1968) 把种群生态学称为 Demökologie。

此外，population 在过去曾翻译为群众（寺尾，1933；相川，1919）、栖息群（内田，1919）等，日本遗传学会1948年记载有种群的译语，其后日本生态学会继续采用（但是遗传学会方面以后却改为集团的译语）。

第2节 生活的层次

生态学 (ecology, Oekologie, экология, 生态学) 的定义过去不同学者有不同看法。多数生物学者认为生态学是生活史的记载和博物学的行为观察，也有不少人认为属于生理学的一个部门，如动物对温度的反应和发育生理、滞的研究等，称为反应生理学 (response physiology)。其研究内容如以“小麦霉菌生态学的研究”为题的论文，只是记载该病菌一年内如何变换寄主，及在此期间以什么形态来通过的；“水稻光周期的生态学研究”是叙述水稻的感光性，在日本越往北则这种现象越强。此外，以“动物的生态”（白杨社）为题的著书中，几乎不包括真正生态学的内容。

但是时至今日，最低限度对英语范围及日本的生态学者来说，生态学的内容是明确的，这是多数生态学教科书中所承认了的。那就是“生态学是……生物集团 (group)，即种群和群落 (community) 的生物学”〔Odum, 1953 (1961)〕。

最近出版的生态学教科书中，加拿大的 Krebs (1972) 所下的定义是“所谓生态学是决定生物分布和数量相互作用的科学研究”。但是不能认为这一定义充分表达了生态学的实质。Krebs 本人在他的文章后面谈到生态学是研究自然层次中的种群、群落和生态系统 (ecosystem) 的。

Haeckel(1869)在创造Oekologie这一术语时,并不否定其对象是反应生理学问题。但是局限于反应生理学的生态学则只不过是生理学的一部分。最早主张把这门科学独立出来成为具有广阔对象的新科学是英国的 Elton(1972)。他根据 Darwin 作为先驱者所洞察的生物进化的关键是自然界中各种生物的相互关系这样一个认识,主张生态学是研究这些关系的科学,即“生物的经济学和社会学”。

上述Odum的定义,在文章中包括了生态学两大领域的对象,其一是上面说过的种群;另一是群落。

生活在一定地区的生物都是相互有机地联系着的,可以把它们作为一个总体抽出来研究。这样的生物集体,即占有一定地区的各种群的集体,称为生物群落 (biotic community, biotische Gesellschaft oder Biocönose, сообщество или биоценоз, 生物群集)。此外,包括这样的生物集体及由它建立的无机环境的整体,称为生态系统 (ecosystem)¹⁾。种群生态学是以特定种的种群存在方式为对象,对于其他种生物的研究,则仅限于有联系的种的种群关系。而群落生态学 (community ecology)²⁾ 则研究整体的生物群落,分析了解各种生物的相互关系。换言之,种群生态学以种以下作

1) 德语最早用Biocönose系统的术语,多使用于包含群落及无机环境的意义。

2) 第二次世界大战前已有发展,反应生理学和生活史学(英语称为biology或bionomics)称为个体生态学 (autoecology),集团的生物学称为群体生态学 (synecology)。此外,德、法、俄等欧洲大陆国家,把前者称为 Oekologie (экология),而把种群及群落科学的真正的生态学(群体生态学)称为生物群落 Biocönologie (биоценология)。法语也从“生态学的”意义上,使用了biocénologique的术语。但是,北美和英国受到生态学概念整理的影响,近来这些国家作了8页长的生态学定义。

为研究对象，而群落生态学则是研究种以上的。

生物学者的大多数、最低限度指日本的大学生物学者都研究生理学、生物化学、细胞水平以下的生物物理学以及分类学。七所旧大学全部设有生理学和生物化学讲座，生物物理学也常常代替别的学科，而“Ecology”（其内容是不够正确的）的重要性却至今没有认识；生态学讲座只不过在东北大学（动物、植物学中设有象上面提到过的生理学性质较强的讲座）、东京大学（仅植物中）、京都大学（动物及植物中都设有）、九州大学（动植物中一个讲座）四所大学中设有。所以是否有必要特别强调“生态学”观点？是一个问题。随着种群数量的增加，死亡率上升，结果用二氧化碳、排泄毒素等，也有人用营养等“生理学的术语”来解释。但是这样的论点是不理解物质运动的层次意义的。

物质都是由基本粒子组成的。但是把探月火箭的运行轨道作为构成此轨道的近似无限数量的基本粒子的量子力学运动之和或积来表示则是荒谬的。我们有牛顿力学作为这种宏观的运动法则。牛顿力学不适用于基本粒子的运动，反之，虽然量子力学包括了牛顿力学，但谁也不能用量子力学的方程式去解释宏观的物体。自然界形成宇宙—物体—分子—原子—原子核—基本粒子无限的层次结构，各层次受其固有的运动法则所支配，这就是个别科学的存在理由，也是今天物质观的中心（坂田，1962，1966）。今天的物理学仍在继续探索曾被认为是最终单位的基本粒子以下的层次结构。

生物学的层次是什么？在美国以新的生物学教育为目标出版了三部教科书：细胞生物学 *The Biology of Cells* (H. Stern 和 D. L. Nanney)，有机体生物学 *The Biology of Organisms* (W. H. Telfer 和 D. Kennedy)，种群生物学 *The Biology of Population* (R. H. MacArthur 和

T. H. Connell)。著者等和编者 Grobstein有如下的阐述：

“……生命的世界，从其组织化的方式来看，是由一个层次结构所构成的。这可以用细胞、个体及种群（集团之意）的概念来充分表达出来。和物理科学所研究的组织化各层次一样，各层次具有其各自的特征。

假如从无限的层次性这一观点出发，则生物学的层次不一定固定是这三个。但是这三个是最主要的层次，这是从上述的 Krebs 的著作开始，到今天被普遍承认了的。这就象前人用以下的术语所表示的，是生命现象对立原理的结果——即唯物辩证法中对立统一的一种形态。这是值得注意的。

“生物学的各个系统的特征，是从分子结构与进化力量两方面发展而来的。这种对立的两极，基本上说明了生命的形式及其统一性。”（MacArthur 和 Connell, 1966, vi）。

MacArthur 和 Connell 对一个生物学的现象分为三个层次问题，生物学者会如何回答？现试举例来表示相应于各层次的各项科学的意义。

美国南半部生活着两种酷似的蝶类（图I-3）。其底色为橙黄色，翅脉和外缘均为黑色。其中一种桦树直纹蛱蝶 *Basilarchia archippus* 是属于蛱蝶科直纹属的；另一种大桦树斑蝶 *Anosia (Danaus) plexippus* 则属于斑蝶科。如果质问“为什么桦树直纹蝶的翅会呈橙黄色？”则可能有三种人的答案。

细胞生物学者答道：“那是橙黄色素的缘故”，细胞内合成橙黄色色素的生物化学流程和橙黄色素的光学特性似足以说明这一点（是我的话，最近藤条，1968，1972阐明了凤蝶翅黑斑生成的生物化学原理）。

研究个体生态学的生物学者答道：“那是在个体发育中，可能是具有橙黄色素的细胞扩展到翅中的缘故。”

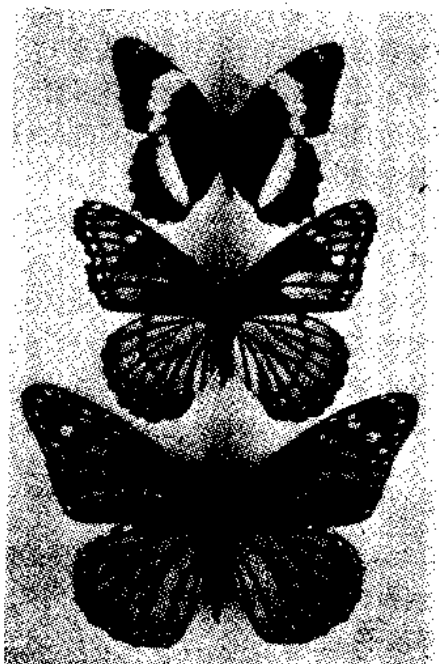


图 1-3 斑蝶科的“毒蝶”大桦树斑蝶（下）及其拟态蛱蝶（中），
最上的一种蝶是蛱蝶科的直纹属桦树直纹蛱蝶群的典型

研究种群生态学的生物学者答道：“鸟把蛱蝶误认为是具恶臭的大桦树斑蝶而不捕食，自然选择有利条件的缘故”

〔鸟最初食大桦树斑蝶时，由于其含有毒物而呕吐，于是有了经验，第二次就不食毒蝶了。另外因这种毒物在大桦树斑蝶的食物马利筋中含有之故。(Brower 和 Brower, 1964)〕。即桦树直纹蛱蝶是对大桦树斑蝶的拟态 (mimicry)。

拟态是不能用细胞的现象来说明的，但橙黄色素的合成，在种群中也是真实的（下层次的法则一般也是上层现象的基础）。但是只答出第一个答案，并不足以说明具有橙黄色素的特殊的蛱蝶得到进化的原因。

这个问题是与生态学基础有关的问题，所以继续略加解释。为了认识种群这个生物存在层次，在生物学过程中区别诱因 (proximate factor) 和素因 (ultimate factor) 是不可缺的¹⁾。

诱因是引起某个种特有现象直接有关的因素；素因则是这些现象如何在进化中固定的因素。如不理解后者，则生态学者的解释往往陷入目的论和拟人观。现以鸟类专家 Lack (1954) 的解释为例来区分这两种因素。

例如鸟在温带只在春天繁殖。其原因是：(1) 长日照刺激性器官的成长，(2) 只有春天育雏才有充足的食物。这里的长日照使鸟繁殖每年获得保证，是为诱因。而生理学者研究临界光照时数，即一天24小时中，几个小时日照对某种鸟能起刺激，也研究引起刺激反应的临界光照度。生物化学者则读出光照时数，研究对生物钟存在有哪些酶反应。这

1) 引用这一区别来说明鸟类的繁殖季节的是 Baker (1938) (Lack, 1954)。但是，*causae efficientes* 和 *causae finales* 的概念是自古存在的，黑格尔 (Haeckel) 把它分作机械地起作用的因素和符合目的地起作用的因素。恩格斯 (Engels) 在《自然辩证法》中批判了黑格尔这种区分方法。* (恩格斯《自然辩证法》中译本，231~232页。)

* 译者注：恩格斯在《自然辩证法》“物质的运动形式。科学分类”一章中对黑格尔的分类作了如下批判：“最滑稽可笑的是，把‘唯物主义的’和‘机械的’等同起来，这是从黑格尔那里来的，他想用‘机械的’这个形容词来贬低唯物主义。诚然，黑格尔所批判的唯物主义——十八世纪的法国唯物主义——确实是完全机械的，而且有这个非常自然的原因：当时的物理学、化学和生物学还处在襁褓之中，还远远不能给一般的自然观提供基础。同样，海克尔从黑格尔那里剽窃了下列的译文：*causae efficientes* (起作用的原因) = ‘机械地起作用的原因’和 *causae finales* (终极的原因) = ‘合目的地起作用的原因’，不过黑格尔指的‘机械地起作用的’= 盲目地起作用的，无意识地起作用的，不= 海克尔所指的‘机械地起作用的’。”(恩格斯《自然辩证法》中译本，231~232页。)

是生理、生物化学者唯一的解释。但是，为什么几乎所有温带的鸟类中，不是短日照而都只是以长日照在进化中与性器官的发达联系起来呢？上面的解释是不能回答的。其答案是春天、即长日照时期，是昆虫幼虫一齐孵化的时期，鸟类食饵丰富，因而具有长日照刺激性激素分泌性质的系统，以致生存价 (Survival value) 提高，在自然选择中就占据了优胜的地位（以上是 Lack 的解释。除了食饵之外，春天的繁殖使雏鸟充分成长，才有可能迎接严寒的冬天，这也是有关的原因。这个原因也是与光周期反应没有直接联系的过程。

在这种情况下，素因——上面的例子是食物和冬季存活率，对于性器官没有近期效果（有时也会有的）。另一方面，诱因——光周期，作为生理变化准备的动因，远比食物的效果更好，因此尽管鸟在春天不能感觉到食饵的丰富情况，也要在春天繁殖了。

有人说脱氧核糖核酸 (DNA) 遗传密码的翻译，是说明进化的关键。DNA 遗传密码确实是所有生物进化的基底上横亘着的物质基础。但是，今天来看，生物由于 DNA 的变化是极其复杂的，还没有达到极其优美的适应进化。这是生态学的课题，当然是种的生态学、即种群生态学的课题。