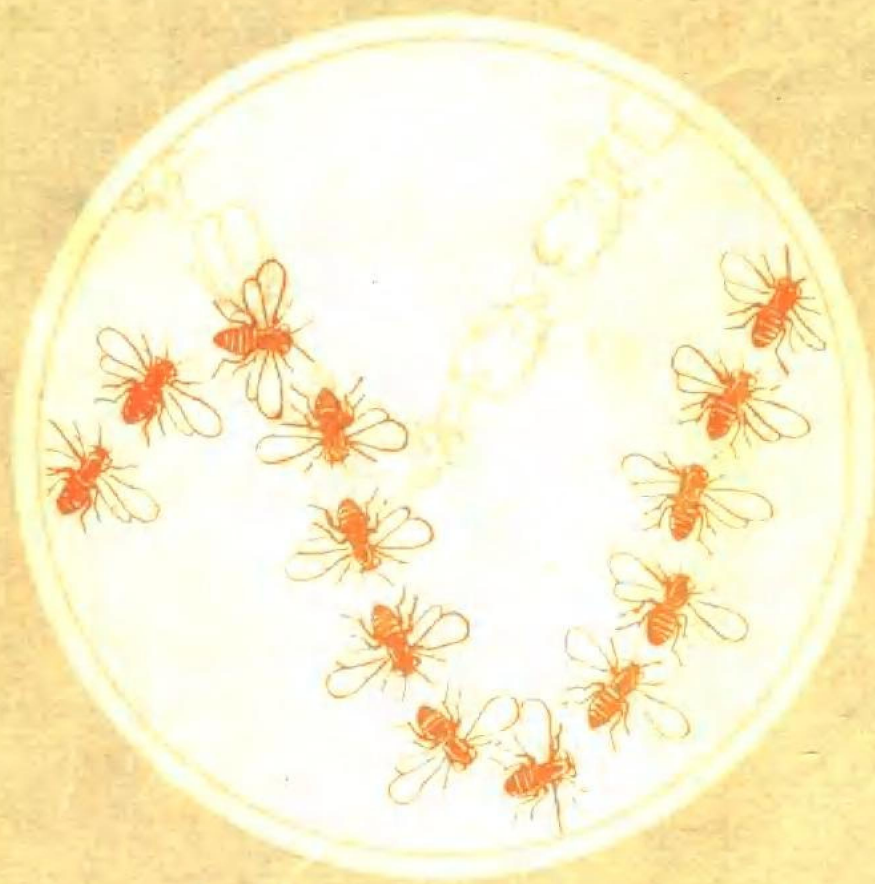


昆虫种群数学生态学 原理与应用

丁岩钦 著



科学出版社

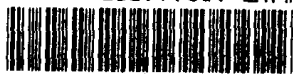
12/01/22

昆虫种群数学生态学 原理与应用

丁岩钦 著



北师图 A00114333



255906

科学出版社

1980

内 容 简 介

本书应用数学的理论与方法对昆虫种群生态学中的一系列问题进行了数学的表达、分析和模拟。本书共七章,分别对种群的数量控制,抽样理论,种群的空间结构,单种种群的结构特征,混合种群的相互作用关系,环境因素对昆虫种群的作用等问题从种群生态学的观点进行了阐述,并用数学的逻辑和方法给予概括和分析。各章、节内所引用的数学理论和方法,以及为模拟同一生态过程而提出的不同的数学模式的特点亦分别加以介绍与比较,以便读者对这一交叉学科有较全面的了解。为便于读者对书中引进的数学分析方法应用起见,每种方法均附有实例说明。

本书可供昆虫学、生态学、植物保护工作者以及大专院校有关专业师生参考。

昆虫种群数学生态学 原理与应用

丁岩钦 著

*

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 各地新华书店经售

*

1980 年 10 月第 一 版 开本: 787 × 1092 1/16

1980 年 10 月第一次印刷 印张: 26 3/4

印数: 0001—3,560 字数: 618,000

统一书号: 13031 · 1287

本社书号: 1790 · 13—10

定价: 4.10 元

序 言

在昆虫种群生态学的研究与应用的领域中,对于数学的应用愈来愈多,而且所需要的数学知识亦愈来愈广。由于在种群生态学中使用的数学有其独特的要求,因而随着昆虫种群生态学与计算数学的发展,生产实践的需要和促使,以及电子计算机在生物学上日益广泛的应用,从五十年代后期起逐步形成了昆虫种群数学生态学这门新的独立学科。

昆虫种群数学生态学的出现,不仅有助于提高害虫的发生预测准确性与更经济更合理地提供害虫的防治策略,而且对于种群内部与种群之间的结构、行为等关系以及环境与种群之间的复杂关系均能以数学的逻辑形式表达或模拟出来,从而亦对昆虫种群田间生态学和昆虫种群实验生态学的研究与发展提供了进一步深入的条件。

有关昆虫种群数学生态学的文献,在近二十年来,国外发表很多。我国解放以来,在党的领导下,开展了大面积的害虫综合防治和群众性的虫情测报工作,取得了显著成绩,亦积累了丰富的资料。但作为这门学科的系统专著,尚未见到。为了使这门学科在我国农业生产中发挥作用,作者结合自己过去的工作和国内外有关资料,写成此书。但因本人工作经历所限,虽经努力,错误缺点在所难免,希望提出批评,以便改正。

由于种群数学生态学系由数学与种群生态学组成的一门学科,所以作者对本书的安排,系在保持昆虫种群生态学结构完整的基础上,应用数学的理论与方法对本学科中的问题进行了数学的表达、分析与模拟。为使书的内容明确、实用,书中将有关数学模式或数学分析中的数学方程推导部分,一般均予略去。

对于昆虫种群生态学中存在的有关学术论点与种群之间的竞争、相克过程,种群内部的调节控制过程,以及环境因素对种群的作用,本书从种群生态学的观点进行了阐述,并用数学的逻辑与方法给予概括和分析。在各章、节内所引用的数学理论和方法,和为模拟同一生态过程而提出的不同的数学模式的特点,亦分别加以介绍与比较,以便使读者对这一门交叉学科有较全面的了解。

最后,为了便于实际工作者对书中引进的数学分析方法应用起见,每种方法均附有实例说明。

本书共分七章。第一章为“昆虫种群生态学及其有关理论概述”。除扼要地叙述了近代昆虫种群生态学的发展简史以及种群数学生态学在昆虫种群生态学中所占的地位外,并对昆虫种群生态学中关于“种群与环境”和“种群数量控制”等方面的不同论点亦加以评述,由于这些论点对于种群认识的思维方法不同,因而在昆虫种群数学生态学中导出两类不同的数学分析方法。第二章“抽样理论在昆虫种群生态学中的应用”。本章根据昆虫种群的田间分布特征,着重介绍了适用于昆虫种群的序贯抽样与抽样估值法中的简单随机抽样与分层抽样。但由于在昆虫种群的调查工作中,其要求与目的不同,因此所采用的抽样方法亦不同,为了工作中多方面的需要,我们尽可能地将几种主要的抽样方法包含在内。例如在利用灯光诱杀害虫时,要确定灯与灯之间的距离多远为最适宜时,则常需

应用标志技术对种群数量的估值法。第三章“昆虫种群空间结构的概率分布及其应用”。本章除介绍了关于昆虫种群分布型公式的简便计算方法外，主要述及它在种群生态学中的应用方面。第四章“单种种群的结构特征及其数学模式”。其中先将“种群”与“种群的结构特征”给予定义，然后又对种群的每个特征均给予了它的数学描述。第五章“混合种群的作用关系及其数学模式”。本章着重比较系统地引叙了关于天敌与寄主的数学模式，并把这些模式的特点进行比较，以便能应用在生物防治工作中，使利用天敌防治害虫的工作达到更经济更合理的水平。第六章“环境因素对昆虫种群的作用及其数学分析”。本章分两部分，在第一部分，我们主要应用解放以来国内的有关资料来阐述环境因素对昆虫种群的作用，并尽可能地把每个因素对昆虫种群作用的数学函数表示式列入，以利实际工作中的参考；在第二部分，即环境因素对昆虫种群数量变动作用的数学分析中，我们根据实际工作者可能掌握的昆虫种群资料的不同，叙述了6种数学分析方法，并将近十几年来发展起来的系统分析与逐步回归分析亦加以介绍，以便在使用电子计算机的条件下，对种群进行分析与模拟。第七章“种群试验与调查资料的数理统计处理”。虽然它亦是种群数学生态学中不可缺少的一部分，但这方面的书籍已有不少，因此为了节约篇幅，只扼要地介绍了几种分布在种群生态学中的应用，以供手头缺少“数理统计”的同志参考，并不失本书的完整性。

本书的初稿于1973年完成后，承业师马世骏教授审阅，并对初稿提出宝贵意见。在写作过程中，有些数学问题曾得到李典谟同志热情协助，任慧英同志利用业余时间协助绘图制表。特此一并志谢。

丁 岩 钦

1977年12月于

中国科学院动物研究所昆虫生态室

目 录

第一章 昆虫种群生态学及其有关理论概述	1
一、种群与环境的概念	1
二、控制种群数量的理论	3
(一) 种群生态学的定义	3
(二) 种群数量在种群生态学中的地位	3
(三) 种群生态学中有关控制种群数量的论点	4
三、昆虫种群生态学的发展简史	12
(一) 田间种群生态学(或自然种群生态学)	13
(二) 实验种群生态学	13
(三) 种群数学生态学	13
第二章 抽样理论在昆虫种群生态学中的应用	14
一、简单随机抽样	14
(一) 总体与抽样	14
(二) 抽样误差	15
(三) 样本平均数的置信区间估计	15
(四) 理论抽样数的确定	17
1. 总体呈正态分布时,理论抽样数的方程	17
2. 总体呈负二项分布时,理论抽样数的方程	20
3. 总体呈 Poisson 分布时,理论抽样数的方程	22
(五) 成数抽样估值	23
二、分层抽样	25
(一) 层的鉴定	25
(二) 分层抽样的平均数与标准误差	27
(三) 分层抽样理论抽样数(n)的公式	28
1. 总体呈正态分布时,理论抽样数的方程	28
2. 总体呈负二项分布时,理论抽样数的方程	30
3. 总体呈 Poisson 分布时,理论抽样数的方程	32
(四) 几种抽样模型相对精确度的比较	35
1. 分层抽样与简单随机抽样相对精确度的比较	35
2. 最适配额分层抽样与按比例配额分层抽样的相对精确度比较	37
(五) 成数的分层抽样	38
(六) 最适抽样单位的决定	39
1. 同一精确度下,不同抽样单位的相对抽样数比较	39
2. 同一精确度下,不同抽样单位间相对效应的比较	42
3. 同一精确度下,不同抽样单位在时间消耗方面的比较	44
4. 消耗函数固定,不同抽样单位相对精确度的比较	46

(七) 各抽样模型结合不同抽样单位进行比较的综合公式·····	47
1. 同一精确度下,各抽样模型应用不同抽样单位其相对理论抽样数 (n_u) 的比较 ·····	47
2. 同一精确度下,各抽样模型中应用不同抽样单位其相对时间消耗 (C_u) 的比较 ·····	50
3. 在抽样时间固定的条件下,各抽样模型应用不同抽样单位其相对精确度 (RP) 的比较 ·····	51
三、阶层抽样 ·····	59
(一) 二阶抽样·····	59
(二) 三阶抽样·····	62
四、序贯抽样 ·····	63
(一) 害虫分布型隶属于负二项分布时序贯抽样的公式·····	65
1. 接受与拒绝线的公式·····	65
2. 运算特征曲线·····	68
3. 平均抽样数曲线·····	68
(二) 害虫分布型隶属于 Poisson 分布时序贯抽样的公式 ·····	69
五、应用标志技术对种群数量的估值法 ·····	70
六、种群相对密度的估计和绝对估值的偏差 ·····	80
(一) 诱集与网集法的应用及其分析·····	80
(二) 直线型调查昆虫时绝对种群的数量估值法·····	83
第三章 昆虫种群空间结构的概率分布及其应用 ·····	84
一、概率及概率分布 ·····	84
(一) 概率·····	84
(二) 概率分布·····	85
二、昆虫种群空间结构的概率分布型及计算方法 ·····	87
(一) 均匀分布·····	87
(二) Poisson 分布 ·····	88
(三) 负二项分布·····	89
1. k 值的估计方法·····	90
2. 负二项分布公式各项理论值的计算 ·····	94
3. 负二项分布的公共 k 值估计·····	95
(四) Neyman 分布 ·····	99
(五) Poisson——二项分布 ·····	104
三、影响昆虫种群分布型的因素 ·····	106
四、昆虫空间分布型在种群生态学上的应用 ·····	107
(一) 利用有虫样方的出现频率或零样方的出现频率来估计该环境的平均虫口密度·····	108
1. 利用零样频率估计虫口平均数·····	108
2. 利用有虫株率估计虫口密度·····	108
(二) 抽样资料的转换与处理·····	111
(三) 种群的扩散型指数·····	113
1. 扩散系数 (C)·····	113
2. 负二项分布的 k 值·····	115
3. 扩散型指数 (I_d)·····	117
4. Taylor 指数公式中的“ b ”值——种群的聚集指数·····	119
5. 平均拥挤度 (m^*)·····	119
6. $\frac{m^*}{\bar{x}}$ 指数——一个估计个体群面积的指数·····	121

7. 平均拥挤度 (m^*) 与均数 ($\bar{x}$) 的回归关系作为检验聚集型的指数	121
8. L 指数——一个估计个体群平均大小的指数	122
(四) 分布型在序贯抽样中的应用	124
第四章 单种种群的结构特征及其数学模式	125
一、种群的定义与特征	125
二、单种种群生长型的特征	125
(一) 单种种群生长型的确定性模式	126
1. 在种群世代数完全重叠的情况下的模式	126
2. 在种群世代数不重叠的情况下的模式	128
(二) 单种种群生长型的随机模式	129
(三) 棉盲蝽在棉田内种群生长型的特征与分析	131
(四) 不同生态类型昆虫种群的生长型	135
(五) 根据种群生长型的波型振幅来确定影响它的主导因素	135
三、种群结构与生命表	136
(一) 种群特定年龄的存活率	136
(二) 种群特定年龄的生殖力	137
(三) 生命表与生命期望值	138
(四) 生殖力表与净生殖率	139
(五) Leslie 矩阵	140
(六) 种群内禀增长力	142
1. r_m 近似值计算法	145
2. r_m 精确值计算法	146
四、种群的生殖力与死亡率	149
(一) 种群存活率与死亡率的数学模式	149
(二) 影响种群生殖力的因素分析	152
(三) 特定年龄生命表对种群数量估值的应用	154
1. 利用特定年龄生命表确定种群的总变化	154
2. 利用特定年龄生命表确定进入某特定阶段数量的方法	155
3. 利用生命表估计生殖力、死亡率与迁移量	156
五、种群密度	159
(一) 不同密度下的种群死亡率	161
(二) 种群密度与生殖力的数学模式	162
(三) 种群密度在害虫防治中的应用	166
1. 农药防治的经济阈值	166
2. 生物防治的经济阈值	167
3. 种群密度的自身调节在害虫防治与益虫利用方面的意义	169
六、种群的扩散与迁移	170
(一) 种群扩散的意义	170
(二) 种群扩散力的估计	170
1. 偏离度的估计公式	170
2. 扩散率	171
3. 种群密度随中心点距离长度下降的表示式	171
4. 两区之间种群相互交换率的估计	172

5. 不标志个体方格记数法的应用	173
七、种群的空间分布与时间分布	174
附录一 矩阵的运算与行列式的关系	178
附录二 logistic 曲线及指数曲线的配制	182
第五章 混合种群的作用关系及其数学模式	187
一、两个种群共生的数学模式	187
二、种间竞争的作用关系及数学模式	188
(一) 种间的竞争关系	188
(二) 种间竞争的数学模式	189
1. 确定性模式	189
2. 随机模式	190
三、天敌与寄主间的作用关系及数学模式	190
(一) 天敌与寄主种群数量变动的关系	190
1. 天敌对寄主种群变动作用的特点	191
2. 天敌的种类及其作用方式	191
3. 天敌与寄主间种群变动的复杂关系	193
(二) 天敌与寄主作用关系的数学模式	195
1. 寄主—寄生物种群增长的随机模拟	195
2. 确定性模式	195
3. 天敌作为主导因素的分析方法	208
4. 捕食(或寄生)天敌的寻找效应的估计	210
第六章 环境因素对昆虫种群的作用及其数学分析	214
一、环境因素对昆虫种群的作用	214
(一) 气象与昆虫种群的关系	214
1. 温度	214
2. 湿度	226
3. 温湿度的综合作用	232
4. 光	235
5. 风与气旋对昆虫的作用	243
(二) 食物因素与昆虫种群的关系	244
1. 昆虫食物成分含量与为害的关系	245
2. 食物对昆虫生长发育和存活率的作用	246
3. 食物对种群生殖力和寿命的作用	248
4. 食料植物的季节演替与昆虫种群迁移为害的关系	248
5. 种群取食的数学模式	251
(三) 昆虫种群的栖境	254
1. 栖境的演替	255
2. 栖境的多样性	258
3. 栖境幅度及其数学表示式	258
4. 栖境的持续稳定性	260
5. 飞蝗的发生地——一个典型的昆虫种群的栖境	261
二、环境因素对昆虫种群数量变动作用的数学分析	263
(一) 种群时间序列的分析	263
1. 种群时间序列的关联性检验与因素分析	264

2. 谐波分析.....	271
3. 自相关与自回归.....	275
4. 应用随机序列与周期方程的分析.....	280
5. 马尔可夫链转移概率分析.....	287
(二) 回归分析.....	289
1. 线性最小二乘回归.....	290
2. 逐步回归.....	315
3. 加权回归.....	321
(三) 利用生命表进行主导因素分析.....	321
1. 不同年龄阶段的死亡率对种群趋势的作用分析.....	321
2. 应用生命表资料进行虫情预测.....	323
(四) 系统分析在种群生态学中的应用.....	334
1. 什么是系统.....	335
2. 系统分析的几个特点.....	338
3. 系统分析的步骤.....	339
4. 系统分析事例.....	340
(五) 极值分布及其应用.....	349
第七章 种群试验与调查资料的数理统计处理	354
一、正态分布及其应用.....	354
(一) 阶矩在概率分布及生物学中的应用.....	357
(二) 正态分布曲线的配制.....	358
(三) 误差理论的应用.....	365
(四) 概率格纸.....	367
(五) 正态分布与转换.....	373
二、 χ^2 分布及其应用.....	376
(一) 关于分布型适合性检验.....	379
(二) 独立性检验(或称列联表中的互相独立性检验).....	380
(三) 比例同质性的检验(或称比例齐性检验).....	383
(四) 检验两个以上样品方差的齐性.....	385
(五) 检验二项分布的差量指数.....	386
三、 t 分布及其应用.....	387
(一) 成对数据的平均数比较法.....	388
(二) 组群间的平均数差异显著性检验.....	388
四、 F 分布及其应用.....	391
(一) 两个方差的齐性检验.....	397
(二) 方差分析.....	397
1. 单因素多组群的方差分析.....	397
2. 两因素的方差分析.....	403
3. 变换.....	408

第一章

昆虫种群生态学及其有关理论概述

自从1866—69年由 Haeckel 首次使用生态学 (Oekologie) 并给予定义以来,虽然仅近百年的历史,由于本学科对各方面的贡献,和随着这方面的研究工作深入及技术科学的发展,生态学在应用上和理论上均有了飞跃的进展,而且现在已渗透在其它一些学科领域中。

生态学的研究范畴,一般可划分为个体、种群、群落、生态系统四个不同生态组织的水平。而这四者之间又是相互联系,相互补充,形成不可分割的整体学科的一部分。若从自然界经济关系上考虑,则通常划分为种群、群落、生态系统三个生态组织水平。

种群生态学是生态学中第二级的组织水平,亦是生态学中的重要组成部分。在过去的年代中,成了国内外生态学方面研究工作的核心,无论是实验室的研究,还是田间的观察调查,均进行了深入的工作,并累积了大量的资料,提出了许多有关的理论,因此,生态学上的学术争论的中心问题亦出现在这个领域里。

一、种群与环境的概念

在自然界的任何栖境内均有一定的昆虫种群存在,任何昆虫种群均有一定的空间分布范围,任何昆虫种群的数量变化亦均系在一定的空间与时间内共同作用的总和。生态学上的空间是指一定生态条件的栖境,生态学上的时间是指时间的特性和时间序列,因此种群数量的变动与空间、时间的组合,蕴藏着直接的函数关系。而种群的数量、空间和时间的不同组合亦就构成种群的栖境多样化。为了判别种群与环境之间的复杂性和实际性,首先应该探讨种群与环境的概念,这不仅对研究单种种群数量动态有实际用途,而且在研究动物与植物群落的总体时亦有一定的意义。同时,由于对种群与环境的理解不同,可以对种群生态学的研究导出不同的思考归纳的逻辑方法和数学模式的处理方法。并且由于对种群与环境的不断认识过程,亦从而推动了种群生态学在实践与理论上不断补充和发展。

关于种群与环境的关系,生态学工作者曾提出很多论点,现仅将其主要的论点加以阐述,并从数学生态学的角度略作简要评述。

关于这方面的论点,主要的有下列几种。

甲·种群是由许多相互影响,相互杂交的个体而组成的群体,一般的,它们与同种的其它种群不相接触,即它们是这个物种种群的离散的动态单位。而在种群和环境之间,环境是用于代表影响一个种群外部因素的总体。

本论点系把种群作为一个单位来处理,它在承认环境作为种群需要的源泉同时,特别强调了种群本身作为一个系统来起作用,即自身调节。从而导出种群密度制约因素的观

点(如 Nicholson 1957)。

乙 种群是由占据与其邻居相同的环境而不同于其邻居的个体所组成的群体。而所谓环境是指可以影响动物存活与繁殖的所有因素。

本论点的特点,虽然承认种群可以包含着自身调节机制,但是认为这种作用是很小的,并且在环境生态学理论上是很特殊的部分,自然种群并不受这种机制作用来决定。而特别强调了环境成分,把环境作为影响动物的唯一因素(如 Andrewartha 和 Birch 等 1954, 1961)。

丙 种群是某物种存在于一定地区内的个体数,并且种群随时间而发生变化。作用环境必须与个体相联系,因为种群本身就是一个环境因素,可以影响个体数量,例如密度。在自然界中作用环境就是可以影响有机体一生中的每件事物。

这种论点大部接受了上述第二种的观点,而略有不同之处,是倾向于种群密度的作用更重要些。例如某些天敌的作用,种内竞争都是种群增加的控制因素(如 Milne 1962)。

以上的几种论点,如从数学分析的逻辑认识,他们把种群与环境的关系一般的是看作为自变量与因变量之间的函数关系。

丁 我们认为种群应系指一个地区内同属于一个种的个体组成的群体,它具有群体的特征,如种群生长型、种群密度、生殖力、死亡率、扩散迁移等,每个种群的个体之间具有一定的生理遗传学及物候学关系。种群作为一个系统它亦具有群体的信息传递、行为适应、数量反馈控制的功能。一个物种有时不只有一个种群,每一个种群都占据一定的空间,种群的大小部分地依赖于空间和栖居环境的连续,而空间的分割则必然影响到种群的大小。

种群与环境的关系,我们通过东亚飞蝗的研究,提出东亚飞蝗的种群与环境关系的网络模型图(图 1-1),图中指出,东亚飞蝗的繁殖率与成活率的高低系受外部作用环境(包括生物因素、非生物因素、食物因素与人类活动等)与种群本身遗传特性共同作用的结果。种群的繁殖率与成活率的组合表现为种群的密度多少。种群密度既影响于东亚飞蝗的生态型变化(如群居型、过渡型、散居型),从而表现为种群的群聚、扩散与迁飞,亦明显地影响着种群外部作用环境的营养因素、生物因素、非生物因素的改变,而这两种影响又相继作用于种群的繁殖率与成活率方面。这样,环境与种群的关系,我们认为两者间不是相互对立的作用与被作用的关系,而是一个相互联系的呈网络状的整体关系。

种群既受外部作用环境的影响,例如气象因素的作用,种间竞争与相克的作用,食物因素的作用等,但由于种群作为环境的一个成员亦可影响环境的条件,例如飞蝗大发生时可全部食尽其栖境中的食料植物,从而改变了原环境的小气候条件、食物条件与天敌条件。种群除影响于作用环境外,还具有对种群本身调节控制的作用。例如在同一环境条件下,东亚飞蝗不同的种群密度其生殖力与死亡率显著不同,而分别呈 Allee 型曲线与指数曲线的关系。

这就说明,种群的环境概念应系包含种群外在的作用环境与种群本身在内的一个动态的整体,这个整体应系生态系统的一个部分。

由于种群与环境是一个相互联系、相互制约的呈网络般的整体关系,其各网络之间在对种群的作用关系上并不千篇一律地呈等同的关系,而系存在着有主导因素、次要因素和随机影响的关系。并且这些主导因素、次要因素与随机影响的组合作用及作用方式亦不

是永恒不变的,而系随着时间序列与时间特性的移动,以及空间结构的变化亦经常发生变化。

这样,种群与环境的上述这种关系,若用空间、时间、数量来表示,即为空间结构,时间特性,结合种群的遗传特性,随着时间序列对种群的作用结果,就表现为种群数量的高低,而种群数量与空间在时间上形成的结构,又不仅作用于种群数量本身,而且还形成对空间结构的反作用,从而种群与环境的关系就形成一个完整的补偿、反馈作用系统关系(如马世骏 1964; 马世骏、丁岩钦 1965)。

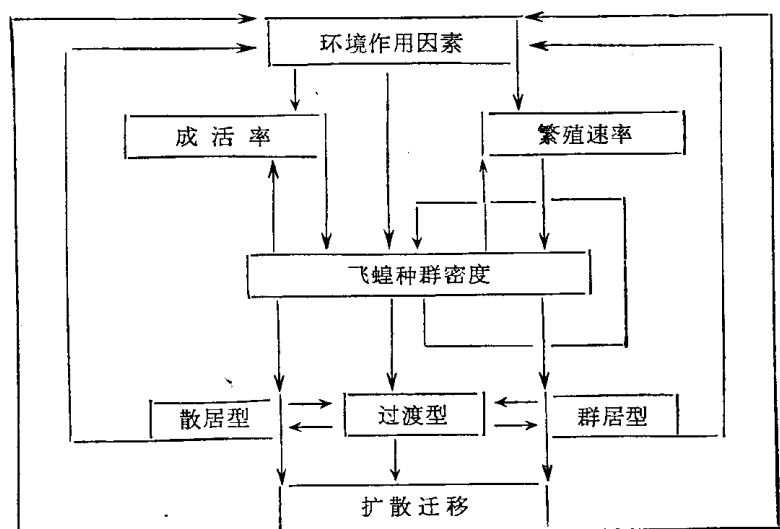


图 1-1 东亚飞蝗种群数量动态中反馈系统的模型
(依马世骏、丁岩钦 1965 图改绘)

本论点如从数学分析的逻辑认识,系把种群与环境的关系看成统一整体关系。即环境对种群的作用看成输入,而种群对环境的作用看成输出的复杂的系统关系,用这种观点对种群进行分析时,可引进一种新的数学分析法,即系统分析。

二、控制种群数量的理论

(一) 种群生态学的定义

种群生态学是研究控制动物种群数量与其栖境关系的一门学科。

种群生态学包括种群与其食物、栖居条件的关系,种群与其它种群之间的关系,种群系统中群体的信息传递、行为适应、自身调节的机理,以及其它方面的关系。

(二) 种群数量在种群生态学中的地位

种群是在一定空间内同种昆虫有机组合的群体,它具有本身特有的属性,如种群密度、生殖率、成活率、年龄分布、扩散迁移等,这些属性都是以数量为表征,因此,这类属性亦具有数理统计学上的属性,即以数理统计函数来表示生物学的外表特征。所以种群在数理统计学上的定义,亦可定为“可以用抽样理论来估计的动物群体”。

种群数量是由种群生殖力、死亡率和扩散迁移相互作用的结果,而种群的生殖力、死亡率等是受种群内在的遗传特性和外在的作用环境的综合影响,因此,种群在一定空间与时间内表现的数量是由蕴藏着复杂的因素函数关系而组成的产物,它不仅包含着空间、数量对种群作用的当时,而且亦包含着空间、数量作用在时间序列上的过去。

再者,许多昆虫种类直接对农业、林业、牧业、水产等经济作物和动物造成危害,而衡量其为害程度的亦是以种群数量为依据。这样,分析种群数量消长的原因,对种群生态学的理论和实践均有一定的价值。

为了分析影响昆虫种群数量的各个因素的函数关系,近几十年来,国内外进行了大量的试验研究,提出了许多论点,创造了不少有关的数学模式,使昆虫种群生态学在生态学领域内成了进展最迅速的一门学科。

由于昆虫种群数量动态问题是种群生态学研究重点,亦是种群生态学的目的,所以有人把种群生态学又称为数量科学。

(三) 种群生态学中有关控制种群数量的论点

种群数量问题既是种群生态学的主要研究对象,控制种群数量的原因、条件就成为种群生态学工作者最感兴趣的问题。在这方面,从本世纪 30 年代起陆续提出了许多有关论点,均企图解释和概括影响种群数量变化的机理。由于对种群数量的研究和实践不断深入,对事物的认识亦逐步开阔,因而新的论点不断出现,在种群生态学的理论上成了生态学中热烈争论的中心。

在这方面的论点大致可以归纳为下列几类:(1) 气象因素:认为气象因素是控制种群数量的主导因素(如 Bodenheimer 1938)。(2) 密度制约因素:认为密度制约因素在作用于种群数量的调节机制方面起了重要作用。即着重于生物因素(如 Nicholson 1933, 1957; Solomon 1957)。(3) 环境因素:认为种群数量主要系受环境条件所控制(如 Andrewartha 和 Birch 1954, 1961)。(4) 环境条件与密度因素结合的论点:认为种群数量是受上述两种因素的控制(如 Milne 1957, 1962)。(5) 种群的数量、时间、空间联合结构系统是控制种群数量的作用系统(如马世骏 1964;马世骏、丁岩钦 1965)。

从这些对种群数量控制的论点中,可以清晰地看出在过去的年代里对种群生态的认识过程。它系从直观的解释逐渐到较为全面的认识,同时,亦说明了种群生态研究的逐步深入的过程。但是这些论点仍各有其局限性,因而仍有需要进行进一步的研究与揭发其机理的必要。为了有助于我们更进一步认识种群生态的客观规律,并期望能把有关控制种群数量的论点应用于生产实践中去。兹将其主要论点概述如下。

1. 气象因素

认为种群密度主要是受气象因素的控制,尤其对于昆虫的发育与生存。并且认为早期 85—90% 的死亡率是由气候所致,而天敌在昆虫后期对于种群减少所起的作用亦是微小的。

在正常情况下,气象因素对于种群密度的破坏作用是很大的,只要未达到环境作用的饱和点之前,气象因素一般的就是控制种群的主导因素。另一方面,生物因素只有当种群

已经接近环境饱和点时，才是重要的。这仅仅因为密度制约因素在减少种群数量方面可能依赖于它，但过分强调其寄生的作用是不对的。

2. 密度制约因素

由于种群密度与环境有密切关系，所以种群与环境必须保持平衡状态。在保持平衡方面，主要是天敌的作用。而天敌发挥作用的大小是受其寄主种群密度所限制。即当种群密度高时，则控制因素对其平均个体所起的作用即大，当种群密度低时，则其作用即小。

动物之间的竞争问题，不论是为了食物或生活场所，每个种均有其比较稳定的密度，其密度的稳定值是依赖种的特性，种之间相互反应的特性，以及环境的性质而定。而种间和种内竞争则是唯一控制种群密度的因素。竞争的结果，常使种群保持在稳定的状况，气象因素并不受种群密度的影响，亦不能决定生物本身的种群密度，而只能对密度的稳定值起一定的作用。

本论点认为所有控制种群的环境因素都是密度制约因素，因为种群必须和它的环境处于一个平衡状态。平衡的产生，系在种群密度高时，环境对种群个体产生较多的抗力，种群密度低时，此种抗力即减轻，所以环境因素的作用大小受种群密度所控制。这样，即把种群认为是一个能自动控制密度的系统。

本论点系将环境再分为密度制约因素与密度非制约因素(如气象因素)。而控制因素必须是那些密度制约因素，其中主要是对食物或空间的直接竞争、寄生、捕食与疾病。

3. 环境因素

自然界种群的数量受着三方面的限制：(1) 物质来源的不足，如食物、栖所等。(2) 由于动物的扩散能力和寻找能力的限制，而不能得到上述的物质时。(3) 当增长率(r)为正时，时间的不足。

这三者中，在自然界(1)可能是很少的，而(3)可能是很重要的。就第3种情况而言， r 值的波动可能受着天气、捕食动物，或其它影响增长率的环境因素的影响(r 有三个成分，即生殖力、发育速率、生命的年限)。

在作用方面，(1)与(2)是相同的，二者共同产生了第3种情况，因为只有当物质来源充分，或物质可以找到时， r 才能是正值。这样，此论点可以归纳为(3)一个概念。

环境条件是变动的，必要的条件决不能使数量无限制地增长，或无限制地减少到零，在这方面，环境成分是多种多样的，决不只限于竞争、寄生、捕食和疾病。

任何动物的环境均包含着四个因素，即气候、食物、其它动物和生活的栖所。

理论上动物的生存与增加的机会被认为是依赖于所有的环境因素。但实际上，一个或二个环境因素常常是影响种群密度的作用因素。

本论点没有采用把环境再分成物理因素与生物因素，以及密度制约因素与密度非制约因素。他们认为这些在讨论种群生态时，既不是精确的，亦不是有用的。并且认为，在作用因素方面，密度制约因素没有特殊的重要性，因为所有因素都是与密度有关的。

4. 环境条件与密度因素结合的论点

认为作用因素可以分为三类，即密度制约因素，如种内竞争。不完全的密度制约因

素,如各种天敌,其数量变化不完全依赖于寄主的数量。和密度非制约因素,包括上述以外的其它环境因素。并且认为完善的密度制约因素将控制无限制的数量增长,在自然界对于任何物种来说,这样的因素只有一个,即同种之间的竞争,这就是控制增长的最后作用因素。但是在自然界中,当竞争处于相当不重要的情况下,而许多种在许多场合下,其种群经常仍是波动的,这就说明对于种群增长的最后作用因素还不明确。

因此,本论点认为,对于种群增长的控制是许多因素联合作用的结果。而这些因素是密度非制约因素与不完全的密度制约因素。

5. 种群的空间、时间、数量联合结构系统

种群动态概括地可以分为数量、时间、空间三个结构,并且认为:生态学上的空间系具有实质结构的场所,它包括着当时的生物因素与非生物因素的作用,食物的丰富度和栖境的多样性与稳定性等对种群的作用总和。

时间特征作为种群客观存在的一种形式,包括两方面内容,第一,种群在数量或空间的变化都系在特定的时间内发生,并反映一定的时间特征;第二,种群动态实际上是一个物种顺序地在时间上的演变历程,因此,种群的时间形式反映在(1)时间的阶段性和连续性,以及(2)时间的序列里。

季节性可以说明时间的阶段性与连贯性,季节具有时间的外貌以及与外貌相对应的结构与内容,如春夏秋冬四季,每季都有各自的温度、水分、光照以及植被等生物条件,并有各自的独特的生物学问题。这些问题都反映了时间的特殊性和环境因素的阶段性。并且由于四季之间相互联系着,这即说明了时间的连贯性。

时间序列,时间被考虑为种群动态的一个因素亦由于它具有序列性,它不仅包含着对种群作用的当时,而且还包含着作用的过去。这样,在不同的空间,随着时间序列的移动,种群的净生殖率(R_0)是不同的。如用 $n \times m$ 矩阵表示,即为

$$\begin{array}{c}
 \text{空间 (H)} \left\{ \begin{array}{c} a' \\ b' \\ \vdots \\ j \\ \vdots \\ m \end{array} \right. \begin{array}{c} \overbrace{\begin{array}{cccccc} a & b & \cdots & i & \cdots & n \end{array}}^{\text{时 间 (t)}} \\ \left(\begin{array}{cccccc} R_{011} & R_{012} & \cdots & R_{01i} & \cdots & R_{01n} \\ R_{021} & R_{022} & \cdots & R_{02i} & \cdots & R_{02n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R_{0j1} & R_{0j2} & \cdots & R_{0ji} & \cdots & R_{0jn} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R_{0m1} & R_{0m2} & \cdots & R_{0mi} & \cdots & R_{0mn} \end{array} \right) \end{array} \quad (1-1)
 \end{array}$$

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

l_x ——种群成活数; m_x ——种群生殖力

数量结构除了种群年龄、性比、滞育体等指标外,并涉及到生殖力、死亡率及化性相联系的种群遗传特性。昆虫种群通过作用于繁殖及死亡的反馈作用,在一定程度上可以调节其数量,这就影响到种群数量的变动形式。

由于种群自身有调节反馈的能力,即种群的存活率与生殖力常与种群的初始密度或上代密度有关,这样,在同一时间或同一空间内的种群净生殖率(R_0)又与种群的数量(N)有关。如用 $n \times m$ 矩阵表示,为

$$\begin{array}{c}
 \text{时 间 } (t) \\
 \begin{array}{c} a \quad b \quad \dots \quad i \quad \dots \quad n \end{array} \\
 \left\{ \begin{array}{l} a'' \\ b'' \\ \vdots \\ j \\ \vdots \\ m \end{array} \right\} \begin{pmatrix} R'_{011} & R'_{012} & \dots & R'_{01i} & \dots & R'_{01n} \\ R'_{021} & R'_{022} & \dots & R'_{02i} & \dots & R'_{02n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R'_{0j1} & R'_{0j2} & \dots & R'_{0ji} & \dots & R'_{0jn} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R'_{0m1} & R'_{0m2} & \dots & R'_{0mi} & \dots & R'_{0mn} \end{pmatrix}
 \end{array} \quad (1-2)$$

$$\begin{array}{c}
 \text{空 间 } (H) \\
 \begin{array}{c} a' \quad b' \quad \dots \quad i \quad \dots \quad n \end{array} \\
 \left\{ \begin{array}{l} a'' \\ b'' \\ \vdots \\ j \\ \vdots \\ m \end{array} \right\} \begin{pmatrix} R''_{011} & R''_{012} & \dots & R''_{01i} & \dots & R''_{01n} \\ R''_{021} & R''_{022} & \dots & R''_{02i} & \dots & R''_{02n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R''_{0j1} & R''_{0j2} & \dots & R''_{0ji} & \dots & R''_{0jn} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ R''_{0m1} & R''_{0m2} & \dots & R''_{0mi} & \dots & R''_{0mn} \end{pmatrix}
 \end{array} \quad (1-3)$$

时间(t)的 $a, b, \dots, n$, 可以表示时间的周、旬、月、年等。空间(H)的 $a', b', \dots, n$, 可以表示不同的栖境或同一栖境的不同类型、地域等。数量(N)的 $a'', b'', \dots, m$ 表示种群的密度。

种群的数量、时间、空间联合结构作用系统:

种群数量的增加需要空间, 因为任何一个种群都需要一定范围的有效空间来生活与繁殖; 种群数量的增加亦需要时间, 各种昆虫的繁殖速率都直接贯穿着时间的作用, 如发育速度和生活期系以时间为单位, 总生殖力则是单位时间的生殖量与生殖期的乘积。时间的顺序性有利于昆虫种群正常生活周期的完成, 使它一代代地生存和发展下去。因此, 有限的空间与有限的时间又是限制种群数量无限增长的因素。而空间、数量、时间联合结构系统作用的统一, 就是害虫大发生的原因。

由于种群数量的增加, 又必然引起空间结构的变化, 这样, 种群即向不适宜的环境扩散, 或引起环境中某一、二条件恶化, 从而使数量下降, 所以数量、时间、空间三者的作用统一是暂时的, 而种群在一定空间和一定时间内所能达到的数量即有其极限, 这种极限的高低决定于数量、时间、空间三者统一的持续时间和种群的繁殖速率。

其次, 昆虫种群本身具有一定程度的自动调节能力, 因为它能够根据空间结构的某些变化, 在一定程度上通过反馈机理调节自己的种群结构, 这些作用亦系在空间因素与时间因素相互联系的特定组合形式下进行的。即不同的组合必然产生不同的后果。

这样即可说明, 种群的数量、时间、空间三者之间的不同组合, 不仅反映出空间结构在时间上的多样性的现在与过去, 而且亦反映出种群数量的不同结构的动态关系。这种种群动态又进而影响于空间结构和种群本身的调节机理, 因此, 种群的数量、时间、空间之间即构成一个相互作用, 相互制约呈正负反馈式的作用系统关系。

如用三维空间(时间、数量、栖境)中某点来表示种群状态, 即为