

种群数量变动及种群调节机制

杨 荷 芳

(中国科学院动物研究所动物生态室)

种群动态是生态学研究的重点课题之一。近二十余年来已成为探讨生态学理论的十分活跃的领域。它在解决农、林、牧、医等生产实践问题上也有十分重要的意义。因此长期以来一直是生态学界注意之中心。

种群动态主要研究种群与周围环境(包括生物与非生物)之间相互关系的动态规律。种群数量变动是以数量形式来反映这种关系的。当然,数量变动是一个复杂的过程,它不仅以数量为特征,而且与种群的形态、生理、生态等特征有着极为密切的联系。因此研究种群数量变动规律是在种群水平上,探讨几乎包括一切生命现象在内的综合机制。

任何一种动物的数量不是恒定不变的,而是经常随时间、空间而变,如鼠类数量在某些年份很低,而在另一些年份却骤然猛增至极高水平即所谓鼠类大发生(大爆发)。这种鼠类大发生及随之而引起的所谓“鼠灾”,早在几千年前就已为人们所注意,历史上亦不乏记载。但是比较系统的研究是从本世纪二十年代初才开始的。首先是由休伊特(Hewitt 1921)及埃尔顿(Elton 1923)提出种群数量周期性波动的思想,但当时多偏重于现象的描述,对于周期变动的原因及影响因素了解甚少。直到四十年代Elton(1942)对哺乳动物数量变动作了深入分

析以后,种群动态及其机制的研究才作为独立的领域蓬勃开展起来。现就以下几方面作一简单介绍。

一、种群数量变动的一般特征及基本类型

种群数量变动可分为三种主要基本形式:即不规则波动、周期性波动及振荡。后两者可视为同义语,但后者具有明显的稳定期,其数量总是围绕均值水平来回摆动,如一些食肉种类就是如此。而小形啮齿动物数量变动则不在其均值附近变动,而是增长至极限,随后迅速下降至下限,以后又再增长,如此高、低数量更替,循环往复形成周期。当然这种划分是人为的,不是绝对的。

周期性波动是最显著的变动,已引起人们更多的注意。这种波动一般指一年以上的多年变动。但在温带地区,具有季节生殖特性的动物,也具有季节性周期变动。它们的数量一般在繁殖季均有增长,到繁殖季末达最高,随后通过死亡逐渐下降,这种低数量一直持续到第二年繁殖季开始,数量再次上升,形成季节波动的周期。季节高峰一般出现在夏末至秋初。小形啮齿动物数量季节消长曲线一般为后峰型,有时亦可出现双峰型及前峰型。(夏武平,1961、

1964; 孙儒泳等, 1962)。各种动物的数量季节变动幅度也极不一致, 具有明显的种的特异性。如田鼠及姬鼠的变幅可达 500 倍, 某些小形田鼠甚至达 1000 倍以上, 而仓鼠仅几十倍。以上特性极大程度取决于种的繁殖特性及类型, 是在长期进化过程中形成和发展的。

种群多年周期性波动是比较复杂的。这种波动是指在有规律的间隔期内出现一次高峰, 即高峰期间隔是规律性出现的, 一般在一年以上。我国对于啮齿动物多年周期性数量波动亦已积累不少资料, 如新疆小家鼠数量有 10 多年一次大爆发, 其间并有两次小爆发发生(朱盛侃等, 1981)。又如黑龙江伊春林区小形鼠类种群则有三年一次高峰期(舒凤梅等, 1975)。国外早期工作是根据历史资料进行归纳总结或根据毛皮收购数量进行推测; 如 Elton (1942) 曾对挪威南部欧旅鼠 80 年内周期变动进行归纳分析, 发现有 3—4 年出现一次高峰的周期性。又如麦克卢利希 (MacLulich 1937) 曾根据 90 年内毛皮收购数量, 描述了美洲兔和加拿大猞猁的 9—10 年周期变动。从变动趋势来看, 两者十分一致, 由于时滞, 猞猁的数量高峰又往往出现在美洲兔高峰后一年。在田鼠方面, 比较长期的观察是科什基娜 (Колшкина 1966) 对于棕背鼯的种群动态的研究。她在 30 年观察中, 发现每 4—5 年规律地出现一次高峰。奇蒂 (Chitty) 等 (1962) 通过对黑田鼠 28 年种群动态资料分析, 也发现每 4 年出现一次高峰的规律。从以上资料可见, 大部分研究工作集中于北方高纬度地区。过去生态学家们均倾向于这样一种结论即认为周期波动主要是北方寒漠带和森林带一些动物的特征, 而且在北极地区更为明显。近年来则有人持不同看法, 如克雷布斯 (Krebs 1974) 曾对此提法表示怀疑, 认为论据不足。

周期有长周期(10 年左右)和短周期(3—4 年)之分。典型例证如上所述, 此外尚有许多零星报道。有人曾将 20 多种啮齿动物周期波动作了归纳, 可以看出各种之间及各地区之间差别甚大。虽然如此, 周期性波动大面积同步发

生现象亦已引起注意, 如田鼠及旅鼠种群在同一年可在数千公里上同时达到高峰数量(Krebs, 1974)。关于发生周期同步性的原因是值得进一步探讨的。

周期性波动一般分四个阶段即增长期、高峰期、下降期、及低数量期。最后一个阶段在某些动物可以缺如。现以田鼠为例, 说明各期特征:

1. 增长期 其数量特征一般从春季到次年春季有极大增长, 其增长速度, 既有通过 2—3 年逐渐增长达到高峰的逐渐增长型, 又有通过 1 年或 1—2 个季节迅速增长达高峰的迅速增长型。

2. 高峰期特征 由春季到翌年春季数量变动很小, 典型高峰期为 1 年, 少数可达两年。高峰年数量均有春季下降趋势, 随即或多或少迅速上升, 故高峰期春季与秋季数量大致相同。

3. 下降期 其特征为数量变动大。曾有三种下降类型的假说: 即 H 型、G 型及 M 型(见图 1)。H 型为逐渐下降类型。数量通过 1—2 年逐渐下降, 而在繁殖季又稍有恢复。G 型为逐渐下降型, 但无繁殖季的恢复, M 型下降是暴落型, 数量下降是在高峰后, 通过冬季及早春降至低数量, 这种下降型比较少见。

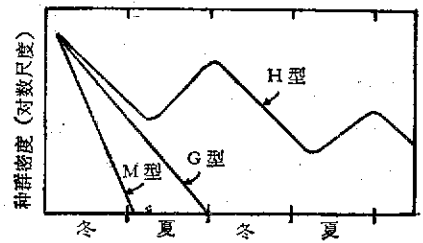


图 1 种群下降期三种类型假说图(仿 Krebs, 1974)

种群数量变动最终是由繁殖、死亡及迁移活动所决定的。一般将这三者称为种群变动的推动力, 而繁殖又是主要推动力; 特别对于多发情哺乳动物而言, 更为重要。因此数量周期波动各个阶段在繁殖、死亡等生物学特性上的反映是极不相同的。现作扼要介绍如下:

繁殖方面: 通过自然种群及实验种群的研

究,普遍强调了幼鼠性成熟年龄的重要性,并认为这是种群周期的主要推动力。已有许多关于高峰期延缓或制止性成熟的报道,见克里斯琴(Christian, 1971)。这是分析年龄结构时,不容忽视的方面。繁殖期长短在各周期阶段也有很大变化。增长期可以出现冬季繁殖,并有延长繁殖季的特征,而高峰期及下降期则有缩短夏季繁殖的现象。其他指标如每胎(窝)产仔数、怀孕率等与数量周期变化之间依赖关系则不如前两者重要。

关于死亡率的研究尚很薄弱,国外一些资料证明成鼠死亡率在增长期及高峰期较低而下降期较高,幼鼠死亡率在高峰期及下降期均高,胚胎吸收率各期变化不大。关于成活率的研究,限于方法上的困难,研究更少。Krebs (1974)曾用多元迴归分析法,分析了四种变量与种群增长的相关性,从中找出了两种变量,即成年雌鼠成活率及幼鼠成活率(幼鼠成活指数)作为预测种群平均增长率的有用指标。

周期变动规律虽不能说明一切动物的数量动态,但对于周期性波动的了解,有助于阐明其本质,并可作为长期预测数量变动趋势的可靠依据。近二十年来这方面研究又有所增长。关于周期波动的成因,特别是制止种群无限增长的原因及其调节机理以及影响数量变动的各种因素,均是生态学工作者普遍感兴趣的,也是一直未获解决的问题。长期以来已就上述问题开展了不少研究,纷纷提出许多学说和假说。

二、种群调节机制及其主要学说

关于数量变动机制过去曾有内因与外因,生物因素与非生物因素、密度制约与密度非制约因素等观点的争论,早在本世纪三十年代就有开始于昆虫学方面的气候学派与生物学派之争,到五十年代两派之争达高潮。早期学派多偏重于种群自身以外的各种影响因素,如气候、捕食关系、寄生、疾病等因素的作用,而真正的内因学派即强调种群自身内部各种影响因素的作用如内分泌、行为、遗传等是从五十年代以后才发展起来的。近二十多年来形成了种群内部

自我调节的各种学说,许多概念来自小型啮齿动物周期性变动的研究,大多数生态学家确认种群数量周期性变动是自我调节的,但确切机制尚难判定,而许多理论还只是假说性的,尚少例证。

自我调节学说各学派均以与密度有关的反馈调节原理为基础,均承认种群动态的相对稳定性。当种群密度偏离其平均水平时,具有使其返回原来水平的反馈调节作用,这是保存种的一种生物学适应,是长期进化的结果。自我调节学派注意到各个体成员之间的相互关系,强调种群个体的异质性,及形态、生理、生态的适应性。而外因论支持者则强调外部因子的差异而忽视种群成员之间差别,把种群个体对于外界环境的反应看作是简单的、一致的。因此对于周期性波动特别是高峰后数量下落的机制,用早期外因论种种假说是难以解释的。经过深入探讨后,很多论点已逐步予以修正,例如已有许多资料证明,小形啮齿动物的数量下降并不出现在食物缺乏的年份,田鼠种群在高峰年以后,食物仍然丰富的年份,其数量仍然继续下降。Krebs (1965)曾对加里福尼亚田鼠进行田间试验,对于正处于高峰后下降期的种群采取补充食物措施,但并未能使种群停止下降。又如气候因素虽可影响啮齿动物数量,但这种变化不是持久的,而与种群长周期变动规律无关。而捕食关系虽与某些动物周期变动有关,但对于缺乏捕食者地区的田鼠种群,仍有周期性波动发生是难以解释的,因此这一因素被认为不能预测或制止啮齿动物的大发生。关于疾病因素最初在英国是十分强调的,曾就寄生虫及细菌学方面作过一番详尽探讨,结果发现疾病与种群下降之间并无明显联系。此后 Elton (1942)对疾病因素的作用作了重新估计。自五十年代以来,自我调节学派对于高峰后跌落的解释,强调了调节因素不在外部,而在种群本身。六十年代以来,特别强调内部社群因素的功能,如社群结构(等级序位)、社群行为、心理等方面。现重点介绍种群内部调节的几种主要学说:

1. 紧张¹⁾学说及行为-内分泌负反馈调节学说

紧张学说是 Christian 于 1950 年提出的,最初他用“一般综合性适应症”解释北极哺乳动物(雪兔)种群周期性变动的特征,这种适应症是在高密度下对紧张产生的非特异性反应,通过惊恐、抵御、衰竭三个阶段,最后适应性消失而导致死亡。Christian 应用塞里 (Selye) 解释有机体适应性的概念,解释了自然种群周期波动的现象。Christian 这一学说是基础于小白鼠限制种群所获结果而加以论证的;随后又以大量实验种群资料,阐明了紧张对于繁殖及死亡两个方面的作用原理,强调这些调节因素是依赖于密度的。低密度时,对出生率、死亡率及活动影响较小,而高密度时,则产生降低出生率、影响母体授乳、阻滞幼体发育、增加迁出、减少迁入以及提高死亡率等作用。紧张刺激首先通过感觉通路,作用于下丘脑、垂体,使垂体前叶促肾上腺皮质激素分泌增加,进而刺激肾上腺分泌肾上腺皮质激素,然后又反馈影响垂体,而使促性腺激素分泌量随之减少,影响于排卵、植入或胚胎存活,导致生殖力下降 (Christian, 1971, 1975)。这是从下丘脑开始的比较复杂的长链反应系统,它包括两个相互联系而又独立的神经内分泌系统。这是脊椎动物在长期进化过程中发展起来的适应特性。对于不同动物,这种调节过程的细节是有差别的。Christian 曾用社群压力(Social pressure)一词来表示个体间相互作用所产生的社群心理紧张强度。社群压力是高密度的反映,它通过两方面来降低种群数量即增加死亡率和降低出生力。六十年代以后 Christian 更多地强调对于繁殖的作用及对幼鼠存活、性成熟等影响,较少强调生理衰竭及种群数量暴落的问题。他与戴维斯 (Davis) 于 1964 年又提出行为-内分泌负反馈调节机制,将内分泌生理调节与社群行为联系起来。希洛娃 (Шилова 1977) 曾用下列简单图式表示此调节过程(见图 2)。

这种反馈调节机制可以认为是一种稳态调节机制。这种调节机制的生物学意义在于制止

种群数量无限增长,免于破坏其栖息环境,从而保证了种群完整性及相对稳定性。这一机制对于大多数小形啮齿动物是较为普遍的,而且在其他脊椎动物中亦有所反映。

关于 Christian 学说至今自然种群方面的例证尚少,而且亦有一些争论,但是却已受到较为普遍的重视,无论从实验种群或自然种群均有很多工作予以支持和补充,在北美及北欧一些国家研究较多。我国亦已开展种群调节机制方面的研究,如关于呼盟布氏田鼠种群内部调节的研究 [中国科学院动物研究所生态室一组 (杨荷芳等), 1979], 通过对于肾上腺、生殖腺指标的分析,阐明了种群密度对于繁殖的抑制作用,进而论证了负反馈调节机制,为自然种群的调节提供了例证。又如对于小家鼠种群密度及其对肾上腺、胸腺等影响的研究 (曾绍祥等, 1980) 亦论证了这一机制。

目前尚有许多理论与此学说有关,如亚当斯等 (Adams et al. 1971) 对于黄鼠种群动态进行 8 年研究后,认为控制种群的重要因素是从属动物从中心区扩散的行为,而扩散又是紧张的后果,因此认为紧张与行为是哺乳动物种群调节的两个因素。又如特卡切夫 (Ткачев 1976) 研究了高密度对于子代内分泌发育的影响,阐述了种群数量周期变动是受内、外综合因素制约,而引起内分泌紊乱的后果。后一代内分泌变化是受前一代种群密度制约的,而恢复内分泌最适平衡在一代生命期是不可能实现的。啮齿动物具有生命期短、代谢率高等特征,需经若干代才能恢复至最适内分泌体质,然后增加个体数量,直至达到最大数量,最后种群周期又重复出现。

由于对社群因素作用的重视,目前普遍认为密度的含义已不能完全反映其实际内容,除了空间和数量两个含义外,还应包括社群因素的概念,但至今尚未找到理想的表达方式。

有关争论问题本文从略。

1) 此处紧张的含意是有机体对外界非特异性刺激的生物学反应。

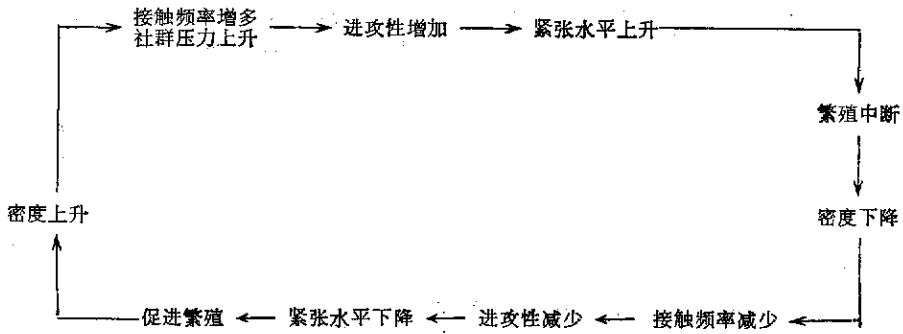


图 2

2. 行为-领域学说

温-爱德华兹 (Wynne-Edwards 1962) 从种内竞争角度探讨了行为-领域的调节作用,提出了这一学说,认为社群行为可通过限制生存于特定栖息地动物的数量,即通过排除过剩者来调节其数量。这一机制对于鸟类比较重要。种内竞争体现了同种个体在行为方面彼此容忍程度。对于种群无害的这种竞争类型可作为缓冲调节系统,以制止种群增长,使之不致超出某一水平。鸟类的领域系统是最好的例证。优势-从属序位关系、领域性以及其它社群集聚等均作为进化的机制。这种机制传递与数量有关的信息,优势个体能忍受不利气候、食物及隐蔽条件,而从属个体则不能容忍而死亡。他用下列公式表示种群的稳态机制。

$$\text{增补} + \text{迁入} = \text{不能控制的丧失} + \text{迁出} + \text{社群死亡率 (转引自 Krebs, 1978)}$$

他认为许多高等动物是通过增补、迁入、迁出和社群死亡率等内因来控制密度的。在他的假说中掺入了社群紧张学说的一些因素,但它更多联系自然种群形式,给予了解说。

3. 遗传学说

这一学说首先是由 Chitty (1960) 提出。他强调了种群内部个体间的异质性。他在田鼠的研究中以行为-遗传多型思想解释了种群周期变动。认为种群个体体质随密度而变化是行为类型选择的结果,是由遗传特性所决定的。种群增长期是一种遗传类型占优势,而下降期则是另一种占优势。当种群数量上升时,自然选择繁殖力较强的类型,使种群数量上升。达

高峰时,由于社群紧张增加而引起亲代产生弱生育力的子代,它们对不利环境更敏感,种群数量因而下降,如此连续几代直到高生育力代之以低生育力为止。因此认为种群自我调节是通过体质的恶化而实现的。

Krebs 等专门研究了田鼠遗传与种群周期阶段的关系,并分析了血清转铁蛋白、脂酶、胰岛素等位基因的多态现象及其与种群密度的关系,并以基因标记作为田鼠数量周期阶段的划分基础。

Chitty 关于种群周期变动的遗传学说是通过寒明诺夫 (Semenoff 1968) 及 Tamarin (塔马林) and Krebs (1969) 等发现田鼠高、低密度间的遗传差异而取得进一步发展的。但目前例证尚少。

三、结 语

1. 从以上资料可见,种群数量变动及其调节机制问题,极为复杂,已非生态学一门学科能予解决,可以说属于多科性问题。它不仅涉及诸如生态学、生理学、行为学、遗传学、心理学等学科,并与许多边缘学科关系密切。这一问题的解决有赖于各学科之间的沟通和渗透。从近一、二十年发展趋势来看,已经逐渐走向揭示本质的实质性探讨。但目前工作仍很不够,尚有待进一步深入。

2. 自我调节学派各学说之间并不相互排斥,而彼此均有交叉和渗透。就某单一学说来说,均各有侧重的方面,片面性在所难免,在进一步研究中似有对某些有效因素作综合探讨之

必要。

3. 大多数啮齿动物具有调节、补偿其数量的反馈调节机制, 对于不同种类进行调节类型的探讨是十分必要的, 以便于对其采取相应的控制和管理策略。

4. 探讨种群动态规律及其调节原理, 是解决有害动物防治及资源动物管理的基础理论。只有在掌握这些规律以后, 才有可能更有效地预测和控制动物数量, 因此这方面工作应引起应有的重视。

主要参考文献

- 中国科学院动物研究所生态室一组(杨荷芳等) 1979 布氏田鼠种群内部调节的研究——种群密度、肾上腺和生殖腺重量之间的相互关系。动物学报 25(2): 154—167。
- 朱盛佩、陈安国、严志堂、李春秋 1981 新疆北部农业区害鼠的研究(五)北疆塔西河农业区小家鼠数量变动趋势。灭鼠和鼠类生物学研究报告(4): 48—68。
- 孙儒泳、方喜叶、高泽林、张玉书、林杓 1962 柴河林区小啮齿类的生态学 I 生态区系和数量的季节消长。动物学报 14(1): 21—36。
- 夏武平 1961 大林姬鼠种群数量与巢区的研究。动物学报 13(1—4): 172—182。
- 1964 带岭林区小形鼠类数量动态的研究。I. 数量变动情况的描述。动物学报 16(3): 339—353。
- 舒凤梅、杨可兴、郭明江、刘益康、田凤兰、李春阳 1975 伊春林区鼠害与预报意见。动物学报 21(1): 9—17。
- 曾绍祥、王祖望、韩永才 1980 小家鼠种群密度对肾上腺、胸腺、性腺和血糖值的影响研究。动物学报 26(3): 266—273。
- Adams, L., J. A. Finn and R. E. Wetmore 1971 Stress and behavior as components of a population control mechanism. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 52(2): 48—49。
- Chitty, D. 1960 Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 38: 99—113。
- Chitty, D. and H. Chitty 1962 Populations trends among the voles at Lake Vyrnwy, 1932—1960. *Symp.*

Theriologicum Brno 1960, 67—76。

- Christian, J. J. 1950 The adreno-pituitary system and population cycle in mammals *J. Mammal.* 31: 247—259。
- 1971 Population density and reproductive efficiency. *Biol. Reprod.* 4: 248—294。
- 1975 Hormonal control of population growth. In Eleftheriou, B. E. et al. (ed): *Hormonal correlates of behavior*, I: 205—274。
- Christian, J. J. and D. E. Davis 1964 Endocrines, behavior and population. *Science* 146: 1550—1560。
- Elton, C. S. 1942 *Voles, Mice and Lemmings*. Clarendon Press, Oxford, 469pp。
- Krebs, C. J. and K. T. Delong 1965 A *Microtus* population with supplemental food. *J. Mammal.* 46: 566—573。
- Krebs, C. J. and J. H. Myers 1974 Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8: 267—399。
- Krebs, C. J. 1978 *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. (2nd. ed.) 678pp. Harper & Row, Publishers, New York。
- Macullich, D. A. 1937 Fluctuations in the numbers of varying hare (*Lepus americanus*). *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 43: 1—136。
- Semenoff, R. and F. W. Robertson 1968 A biochemical and ecological study of plasma esterase polymorphism in natural populations of the field vole, *Microtus agrestis* L., *Biochem. Genet.* 1: 205—227。
- Tamarin, R. H. and C. J. Krebs 1969 *Microtus* population biology. II. Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species. *Evolution* 23: 183—211。
- Wynne-Edwards, V. C. 1962 *Animal dispersion in relation to social behavior*. Hafner, New York。
- Кошкина, Т. В. 1966 О Периодических изменениях численности полевых (на примере Кольского п-ова). *Бюлл. МОИП отд. биол.*, 71(13)。
- Ткачев, А. В. 1976 Роль нейроэндокринных факторов в саморегуляции численности популяции. *Экология* (2): 30—36。
- Щилова, С. А. и И. А. Щилов 1977 Современная популяционная экология и проблемы контроля численности мелких млекопитающих. *Зоол. Журн.* 56(10): 1529—1537。