

“密度制约死亡率”抑或 “拥挤度制约死亡率”

徐 汝 梅

(北京师范大学生物系)

摘 要

(1) 种内竞争的效应及其强度不仅依赖于该种群的数量,而且依赖于该种群的空间分布图式。(2) 回顾现行的测定密度效应的方法: Ricker (1954); Varley 和 Gradwell (1960, 1963, 1965); Morris(1959, 1963a,b)及Solomon(1949, 1964, 1969),皆以种群密度(N 或 $\log N$)为自变量而以下一代的种群密度(N_{n+1} 或 $\log N_{n+1}$)、致死力(k)、死亡数($N-S$)或死亡率($\frac{N-S}{N} \times 100\%$)为因变量。(3) 在本文中,建议以平均拥挤度($\bar{M}$)为自变量。由于 $\bar{M} = M + \frac{V}{M} - 1$,右边第一项是种群密度而余项正是David和Moore(1954)提出的聚集指标 I 。与 M 不同, $\bar{M}$ 不被空样方所影响。空样方由于没有动物存在亦可能不存在竞争的问题。(4) 以温室白粉虱的未成熟期做例证研究。以叶片为环境单位。以死亡率或 k 对 $\bar{M}$ 做回归分析并与Solomon及Varley和Gradwell的方法进行了比较。其结果在定性上皆相似。(5) 低龄若虫阶段(卵到三龄初),死亡率不是拥挤度制约的,也不是密度制约的。高龄若虫(三龄初到成虫羽化)是高度拥挤度及密度制约的。世代死亡率也依赖于拥挤度及密度,但强度有所降低。(6) 当以死亡率对着 M 作图,座标点有呈曲线的趋势(图3a,图4a)。这是由于 $\bar{M}$ 与 M 之间的非线性关系所致。亦即,当密度升高时,个体趋于分布的相对更均匀。因而在高密度时竞争亦相对减弱。若以死亡率对着 $\bar{M}$ 作图,则二者之间的关系更趋近于线性。

一、理论考虑

Varley、Gradwell 和Hassell (1974)写道:“当资源短缺时,个体间的竞争减低其繁殖率或存活率。竞争的效应随拥挤而增大,因而是密度制约的”。种间竞争是存在的。同种的个体间互施不利影响,因为他们的或多或少的现行需要,超过了它们的共同资源的即时供应(Bakker,1961)。竞争可以影响种群参数、代谢参数等。为方便起见,本文只讨论死亡率。

Varley等人也承认竞争随拥挤度而增加。但他们将拥挤度制约的效应直接等同于密度制约的效应。因此,有必要区分什么是密度,什么是拥挤度,到底是哪一个影响了竞争的效应,以及二者之间的关系,是否可以彼此替代?

1. 种群密度 (Population density)

种群的平均密度(M)表达为;

$$M = \Sigma X_i / Q$$

其中 X_i 是第 i 样本单位或样方中的个体数, Q 是样本中样本单位或样方的总数。“密度”有时也可以指某种群内一局部区域中的密度,但在大多讨论密度制约作用的文章中系按上述定义。

2. 拥挤度 (Crowding)

这里指个体间相互关系的强度。这个强度用 Lloyd (1967) 的平均拥挤度 (mean crowding M^*) 来数量化地表达。

$$M^* = \frac{\Sigma X_i (X_i - 1)}{\Sigma X_i}, \quad (1)$$

即对每个个体,在同一样方中有多少其它个体的平均数。亦即,每个个体在它的样方中“邻居”的平均数。

3. 竞争的效应与拥挤度有关

自然界中的大多数动物不是均匀或随机分布的。一个动物并不能测定平均种群密度——整个区域中动物的总数,而是被过分的拥挤——与其近邻争夺食物和空间、直接接触、互相干扰或被一些化学分泌物所影响 (Ikeshoji and Mulla, 1974 a,b; Ikeshoji, 1977; Kidd, 1977; Polivanov *et al.*, 1980)。因此,竞争的强度不仅依赖于种群的数量,也依赖于种群的空间分布。

平均种群密度 (M) 是种群数量的测度,并未包含空间分布。

按照 Lloyd (1967);

$$M^* = M + (V/M - 1) \quad (2)$$

其中 V 为方差。右边第一项是平均种群密度,第二项则正是 David 和 Moore (1954) 提出的聚集度指标。

在没有动物的样方中,不存在竞争,也不存在竞争效应。但采用平均种群密度时,一切空样方都包含了进去。与 M 不同, M^* 不被那些不提供有关个体数的信息的空样方所影响。

因此,说竞争的效应与拥挤度有关比说与密度有关更确切。

4. 平均拥挤度与平均密度的关系

除去 Lloyd (1967) 已阐明的关系外, Iwao (1968) 曾指出下列关系;

$$M^* = a + \beta M \quad (3)$$

但此关系仅在有限范围内存在 (Taylor 等, 1978), 并有时具同样密度的种群可具不同的平均拥挤度 (例如图 1)。且平均拥挤度可能与密度不呈线性关系。因此, M^* 不能被 M 所确切地取代。

从上述考虑出发,明显地,用拥挤度制约性来表达竞争效应更为合理。

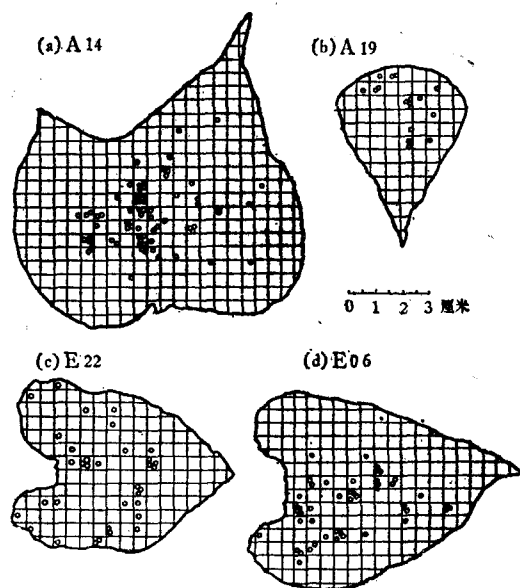


图1 示具相似种群密度 (M) 的样本可具有不同的平均拥挤度 ($\bar{M}$)

Fig. 1 Illustrations to show samples with similar densities (M) but different mean crowdings ($\bar{M}$)

白粉虱成虫的样本	(a) A14; $M = 0.2283$, $\bar{M} = 1.6620$
	(b) A19; $M = 0.2297$, $\bar{M} = 1.0588$
白粉虱卵的样本	(c) E22; $M = 0.2394$, $\bar{M} = 0.8235$
	(d) E06; $M = 0.2570$, $\bar{M} = 1.4783$

二、方 法

1. 现有方法的简略回顾

为测定(种内)竞争效应, Varley等(1974)提出了3个基本原则:

- 1) 测定资源供应的变化;
- 2) 测定种群中互相竞争的个体数;
- 3) 确定不利影响, 可以表现为存活数量或比例的减少、增长率的减退, 成体体重或繁殖能力的减低。

所有的下列方法; Ricker(1954); Solomon (1949、1964、1969); Morris (1959、1963 a、b); Varley和Gradwell (1960、1963、1965); Varley(1963); Varley, Gradwell和Hassell (1974) 均符合以上原则。若(1)中的资源未予特定, 可一般地表达为(2)所占据的生境面积, 以给出种群密度(诸文中用 N), 可为算术的或对数值。(3)则更为复杂。它可以是死亡

的数量 ($N - S$; 其中 N 是初始密度, S 是存活者的密度)、死亡率 ($\frac{N - S}{N} \times 100\%$)、致死力

$k(k = \log N - \log S)$, 或者是下一个世代的种群密度 N_{n+1} (即 $N_n + \Delta N$)。然后, 用作图或统计的方法来测定3)与种群密度的关系以探测密度制约性和其它特征(见表1)。

表 1 Ricker, Morris, Varley和Gradwell及Solomon 诸方法中基本成分的比较
Table 1 Comparison of the basical components in the methods of Ricker, Morris, Varley and Gradwell, and Solomon

方 法	因 变 量	自 变 量
Ricker	$N_{n+1} (=N + \Delta N)$	N_n
	或 $\log N_{n+1}$	$\log N_n$
Morris	$\log N_{n+1}$	$\log N_n$
V. 和 G.	$k (= \log N - \log S)$	$\log N$
Solomon	$N - S$	N
	$\frac{N - S}{N} \times 100\%$	N

Ricker 和 Morris的方法使 N_{n+1} 与 N_n 相关, 包括了竞争对死亡率和生育力的影响。为简单起见, 本文仅讨论死亡率, 故排除对这两个方法的讨论。

2. 鉴定拥挤度制约死亡率的方法

平均拥挤度 (M^*) 被选作自变量。

有 3 个因变量可供选择: (a) 死亡率 (Solomon, 1969); (b) 死亡数 (Solomon, 1969); (c) 致死力 k (Haldane, 1949; Varley and Gradwell, 1960)。

(a) 用死亡率的好处是从图和回归线可直接看出死亡率的特性。

$$\frac{N - S}{N} \times 100\% = r + bM^*$$

(b) 死亡数。当以死亡数对种群密度或平均拥挤度作图时, 当 r 显著、 $b > 0$ 时, 仅能说明死亡数相应地增加了。但从图形上或统计上均不能直接测定随着密度或拥挤度的增长, 死亡数的增长按比例是更快, 等同或更慢。死亡数尚需折合成死亡率, 因而, 此方法将被略去。

(c) 致死力 k 。用 k 为因变量的好处是当基数不同时可以比较不同阶段或世代的不同死亡因子, 且可进一步作关键因子分析。另一好处是对大多数的动物种群, 用对数代换可以均化因变量的方差, 通常回归配得更好。

(d) 当以死亡率或致死力对平均拥挤度作图时, 从图形和回归线上很容易看出死亡率或致死力的特征。

拥挤度制约死亡率或致死力; r 显著, $b > 0$ 。

非拥挤度制约死亡率或致死力; r 不显著, b 与 0 的差别不显著。

逆拥挤度制约死亡率或致死力; r 显著, $b < 0$ 。

但 k 与 M^* 相关时, 有关密度制约致死力的“强度”对种群稳定性的贡献 (Varley, 1963) 的信息则丢失了。

从上述讨论, 所推荐的方法是: ①以 M^* 为自变量; ②按需要, 可用致死力 k 或死亡率为因变量。

三、例 证 研 究

研究温室白粉虱 (*Trialeurodes vaporariorum*) 的优越性是仅成虫才能在叶间和株间移动。非成熟期除一龄初可在叶内作少许移动外均为定居。因而若虫的平均拥挤度是个体间相互作用的强度的确切测度而不受运动的影响。

观察不同叶片上具不同密度和空间分布图式的同年龄卵群, 直至成虫羽化。每叶片上的非成熟期粉虱被当作一个亚种群, 记录和估值各虫态的死亡率及平均拥挤度。

结果:

(1) 早期(从卵到三龄初)的死亡率: 不同方法所获结果相似(见图2)。在早期若虫中作用的死亡率是与拥挤度无关的, 也是与平均密度无关的。

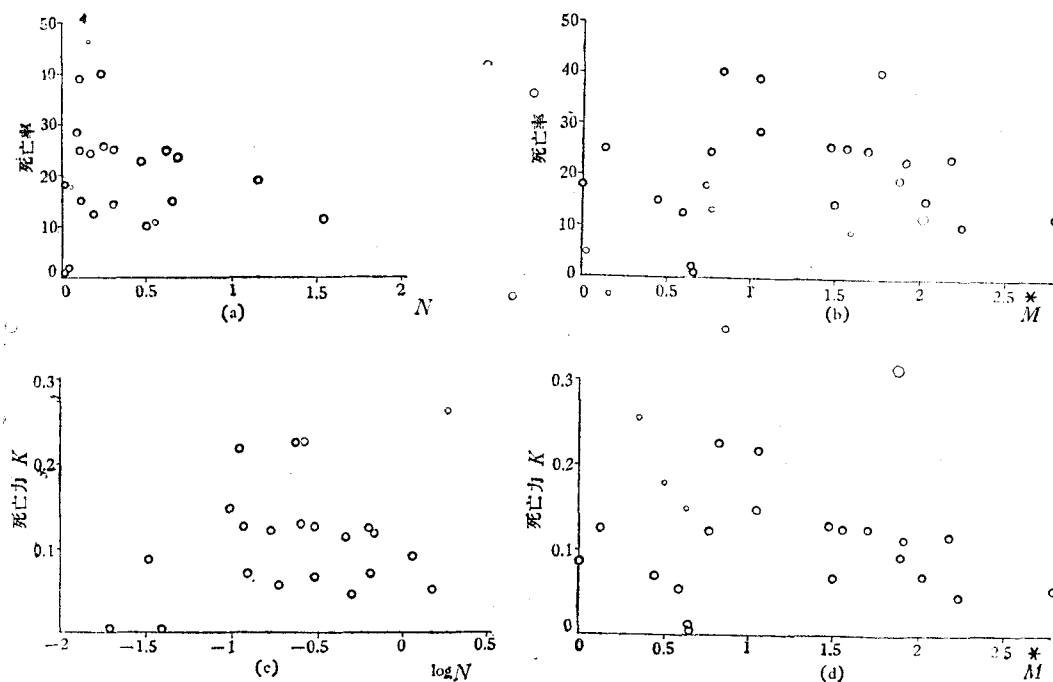


图2 对白粉虱早期若虫(卵到三龄初)密度和拥挤度相关死亡率的测定
Fig. 2 Tests of density and crowding related mortality during the early stages (egg to beginning of 3rd instar) of greenhouse whiteflies.

(a) 死亡率 = $0.2063 - 0.0230N$ 非密度制约 ($r = -0.0883$; $p > 0.05$)

(b) 死亡率 = $0.2047 - 0.0057 M$ 非拥挤度制约 ($r = -0.0421$; $p > 0.05$)

(c) $k = 0.1103 + 0.0171 \log N$ 非密度制约 ($r = 0.1505$; $p > 0.05$)

(d) $k = 0.1053 - 0.0049M$ 非拥挤度制约 ($r = -0.0647$; $p > 0.05$)

(2) 后期(从三龄初到成虫羽化)的死亡率: 在这些阶段作用的死亡率是高拥挤度及密度制约的。 r 的显著性在 $p < 0.01$ (图3)。

由于Varley和Gradwell的方法基于变量之间不独立的回归($\log N - \log S$ 和 $\log N$ 之间), 按其方法也计算了 $\log S$ 对 $\log N$, 以及 $\log N$ 对 $\log S$ 之间的回归。二者回归系数经检验显著偏

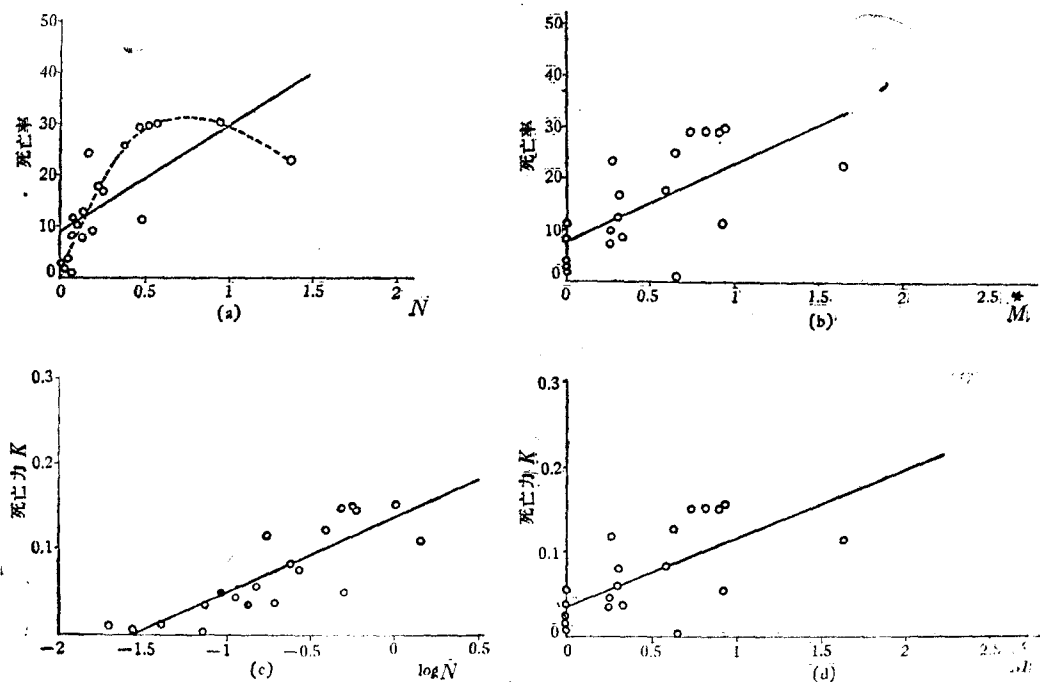


图3 对粉虱晚期若虫(三龄初到成虫羽化)密度和拥挤度相关死亡率的测定
Fig. 3 Tests of density and crowding related mortality during the later stages (beginning of 3rd instar to emerging adults) of greenhouse whiteflies

(a) 直线: 死亡率 = $0.0868 + 0.2039N$ 高度的密度制约 ($r = 0.6872$; $p < 0.01$)
虚线: 死亡率与 N 之间的非线性趋势。

(b) 死亡率 = $0.0782 + 0.1507 M^*$ 高度的拥挤度制约 ($r = 0.6397$; $p < 0.01$)

(c) $k = 0.1405 + 0.0889 \log N$ 高度的密度制约 ($r = 0.8340$; $p < 0.01$)

(d) $k = 0.0361 + 0.0788 M^*$ 高度的拥挤度制约 ($r = 0.6414$; $p < 0.01$)

离于1 ($P < 0.001$, 按Brown和Hollander 1977年的方法)。故平均密度制约性可当真。

(3) 世代死亡率: 结果似(2), 见图4。总的世代死亡率依于拥挤度和平均密度。

同样地, 应用Varley和Gradwell(1960)的方法时, 也做了 $\log S$ 对 $\log N$ 以及 $\log N$ 对 $\log S$ 的回归。对于平均密度的依赖性可当真。如所预料, 所作世代死亡率相关的显著性低于后期若虫者。

表2 不同回归线的剩余均方
Table 2 Residual mean squares of the different regressions

回 归 关 系 虫 态	死亡率 $\sim N$	死亡率 $\sim M^*$	$k \sim \log N$	$k \sim M^*$	$k \sim \log M^*$
卵至三龄初	0.0114	0.0115	0.0035	0.0035	0.0035
三龄初至成虫羽化	0.0058	0.0065	0.0009	0.0018	0.0016
卵至成虫羽化	0.0125	0.0117	0.0026	0.0041	0.0043

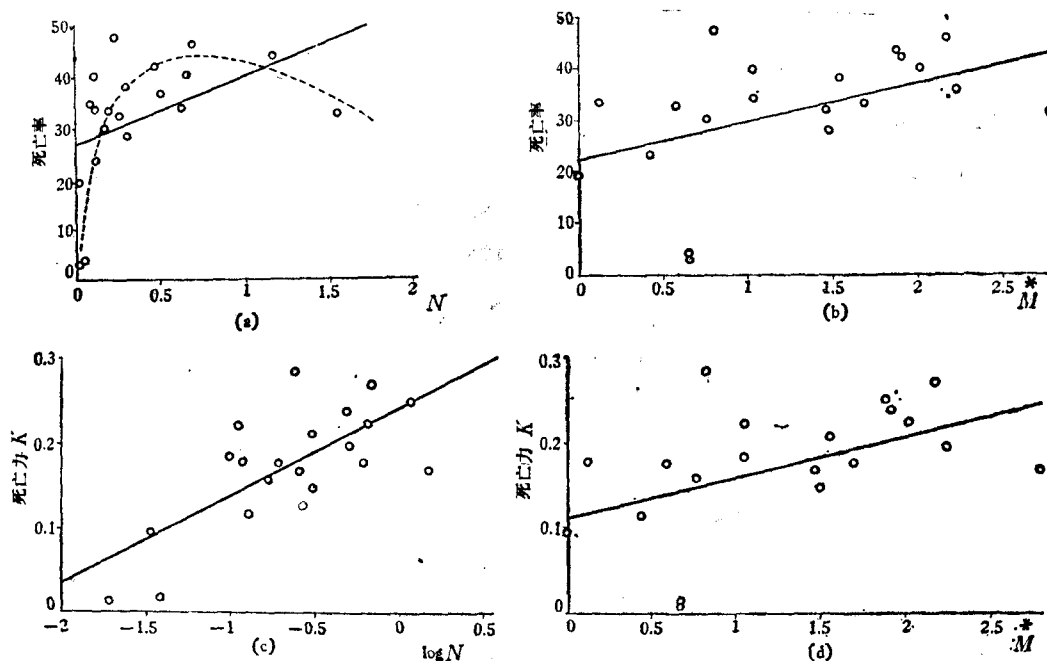


图4 对粉虱世代(从卵到成虫羽化)密度和拥挤度相关死亡率的测定
Fig. 4 Tests of density and crowding related generation mortality of whiteflies (from egg to emerging adults)

直线: (a) 死亡率 = $0.2701 + 0.1280N$ 密度制约 ($r = 0.4254$; $p < 0.05$)
虚线: 死亡率与 N 之间的非线性趋势。

(b) 死亡率 = $0.2232 + 0.0756 M^*$ 拥挤度制约 ($r = 0.4840$; $p < 0.05$)

(c) $k = 0.2394 + 0.1022 \log N$ 高度的密度制约 ($r = 0.7244$; $p < 0.01$)

(d) $k = 0.1153 + 0.0453 M^*$ 拥挤度制约 ($r = 0.4864$; $p < 0.05$)

(4) 用不同方法所获结果的比较: 通过比较回归线的剩余均方(表2)可见:

①死亡率对 N 或 M^* 的回归, 配合的同样好; ② k 对 $\log N$ 的回归配合的比对 M^* 者似乎稍好, 但有可能是由于该方法本身在统计上的缺陷所引起的; ③ k 对 $\log M^*$ 与 k 对 M^* 的回归同样好而予简略。

由于不同的回归分析中自变量不同, 所以用 k 者不宜于与用死亡率者相比较, 但当二者与 M^* 进行回归时, 数据点的分布相同(图2、3、4)。

讨论:

(1) 所测试的4种方法, 在定性上结果相似。早期个体极小。卵最为聚集(叶片间的平均 $M^* = 1.2758$), 死亡率非常低(0.73%)。一龄阶段, 个体扩散。其结果是平均拥挤度明显地下降(三龄若虫的平均 $M^* = 0.4815$)。个体的大小和体积在此阶段内增加不太多, 但密度制约的扩散使可用的生境面积扩大了。于是, 降低了竞争, 死亡率不是拥挤度或密度制约的。

三龄若虫位置是固定的, 平均拥挤度变化不大(“蛹”壳的平均 $M^* = 0.3571$)。但在若

虫的后期,个体从大小到体积均极度增长。若虫拥挤的地方,死亡发生的更频繁,因而在此阶段内死亡率是拥挤度制约的,也是密度制约的。

(2) 在图3a及图4a中,数据点具非线性趋势(图中的断线)而不是按Solomon的方法配合的回归线。也就是说,死亡率并未随密度的增长而始终按比例地增加。Solomon在他的例子中也预见到了这一点,他认为那是由于寄生者或其卵不足才导致的。在这个粉虱的例子中,当然不是由于寄生者所造成的。当密度足够高时,密度的增加反而降低了 $\bar{M}^*$ 的增加率。例如,样本Ⅲ₀₇属中等密度($M = 0.3688$, $\bar{M}^* = 0.6441$),Ⅲ₁₃属最高密度($M = 1.3713$, $\bar{M}^* = 1.6390$)。密度的增长是1:3.7,而 $\bar{M}^*$ 的增长是1:2.5。即,以 $\bar{M}^*$ 为度量,在较高密度下个体趋于分布的更均匀,以致竞争强度降低了,死亡率也相对下降了。

(3) 为了研究竞争的效应,不仅选择什么测度是重要的。选择正确的标度和样本单位也是重要的。如在粉虱中,往往以整株作物为样本单位来估计聚集度和平均种群密度。但不同年龄的叶片可以有粉虱或没有粉虱,或具不同虫态的粉虱。既然非成熟期若虫不能在叶片间移动,后者就不是可供竞争的共同资源。因而,非成熟期的种内竞争应在叶片内的水平上研究,而对成虫,则应是植株间或植株内的水平。

在叶片内所取的样本大小应该依赖于个体的大小和运动能力以及为了满足统计需要的总样方数。在此例中,取 0.5×0.5 厘米²的样方看来是合适的。成熟若虫约0.7—0.8毫米,成虫则约1毫米,使每样方中的最高个体数不多于10个。每叶片的总样方数通常为100—200个,于是,适于作空间分布型的测定。

(4) 作者认为,对竞争及其与种群动态的相互关系的理论研究,应在它发生的那个水平上进行探讨。种群数量及空间分布均应予考虑。

参 考 文 献

- Bakker, K. 1961 An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 16(2):200—281.
- Brown, B.W.J. and M.Hollander 1977 *Statistics*, John Wiley & Sons.
- David, F.N. and P.G.Moore 1954 Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany* (Lond.) N.S.18:47—53.
- Haldane, J.B.S. 1949 Disease and evolution. *Ricerca Scientifica* 19(suppl):68—76.
- Ikeshoji, T. 1977 Self-limiting ecomones in the populations of insects and some aquatic animals. *Journal of Pesticide Science* 2:77—89.
- Ikeshoji, T. and M.S.Mulla 1974a Overcrowding factors of mosquito larvae. Isolation and chemical identification. *Environmental Entomology* 3:482—486.
- 1974b Overcrowding factors of mosquito larvae. Activity of branched fatty acids against mosquito larvae. *Environmental Entomology* 3:487—491.
- Iwao, S. 1968 A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Researches on Population Ecology* 10(1):1—20.
- Kidd, N.A.C. 1977 The influence of population density on the flight behaviour of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae*. *Entomologia experimentalis et applicata* 22:251—261.
- Lloyd, M. 1967 'Mean crowding'. *Journal of Animal Ecology* 36:1—30.
- Morris, R.F. 1959 Single factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40:580—588.
- Morris, R.F. (ed.) 1963a The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 31:(30—37):116—129.
- 1963b Predictive population equations based on key factors. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 32:16—21.

- Polivanov, S., P. Peck, and K. A. Dornan-Kendig, 1980 The effects of male genotype on some aspects of population dynamics in lozenge-Muller-5 system of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Heredity* 71(4):235-240.
- Ricker, W.E. 1954 Stock and recruitment, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11: 559-623.
- Solomon, M.E. 1949 The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18:1-35.
- 1964 Analysis of processes involved in the natural control of insects. *Advances of Ecological Research* 2:1-58.
- Solomon, M.E. 1969 *Population Dynamics*. Repr. 1971, Edward Arnold Ltd.
- Taylor, L.R., I.P. Woiwod, and J.N. Perry 1978 The density dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *Journal of Animal Ecology* 47:383-406.
- Varley, G.C. 1963 The interpretation of change and stability in insect populations. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* C27:52-57.
- Varley, G.C. and G.R. Gradwell 1960 Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology* 29:399-401.
- 1963 Predatory insects as density dependent mortality factors. *Proceedings of the XVI International Congress of Zoology* 1:240.
- 1965 Interpreting winter moth population changes. *Proceedings of the XII International Congress of Entomology* 377-378.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell and M.P. Hassell 1974 *Insect Population Ecology*. University of California Press.

“DENSITY-DEPENDENT MORTALITY” VS. “CROWDING-DEPENDENT MORTALITY”

Xu Rumei

(Department of Biology, Beijing Normal University)

1. Intensity and effect of competition depend on the abundance and also on the spatial distribution of the population concerned.

2. The methods of Ricker (1954); Varley and Gradwell (1960, 1963, 1965); Morris (1959, 1963a, b) and Solomon (1949, 1964, 1969) use population density (N or $\log N$) as the independent variable and the population density of the next generation (N_{n+1} or $\log N_{n+1}$), killing power (k), number of deaths ($N-S$), or mortality rate ($\frac{N-S}{N} \times 100\%$) as the dependent variable to detect density dependence.

3. In this paper, mean crowding ($\bar{M}^*$) is proposed as the independent variable, $\bar{M}^* = M + \frac{V}{M} - 1$, population density plus the aggregation index I of

David and Moore (1954). Unlike M , $\bar{M}^*$ is not affected by the empty sample units where no animals and maybe no competition occurs. Mortality rate or k is used as the dependent variable.

4. Immature stages of greenhouse whiteflies were used for case studies. Correlations of mortality rate and k against $\bar{M}^*$ were tested at the within leaf level, and results compared with the methods of Solomon, Varley and Gradwell. The results are qualitatively similar.

5. Mortality during the early stages (egg to beginning of 3rd instar) is independent of crowding and density. Mortality during the later stages (beginning of 3rd instar to emerging adults) is strongly dependent on crowding and density, while the generation mortality is less dependent.

6. When mortality is plotted against M , the data points have a curvilinear tendency. This is due to the non-linearity between $\bar{M}^*$ and M . That is, when density increases, the individuals tend to distribute relatively more evenly, so that the intensity of competition is relatively lessened. Therefore, when mortality is plotted against $\bar{M}^*$, it looks more linear.