

综防区和化防区稻田害虫-天敌 群落特性的研究

—种-多度关系及群落统计量的生态效应*

万方浩 陈常铭

(湖南农学院)

摘 要

对数级数模式是描述稻田害虫-天敌群落种-多度分布的理想模式。资料表明两个呈单一对数级数分布的群落经混合扩大后仍为对数级数分布。Shannon-Weaver 多样性指数比其他指数有较强的判别力。但在大样本中,对群落组成的变化亦不敏感,采用对数级数分布的参数 $\hat{\alpha}$ 作为多样性统计量较为合适。

在一个被研究的群落中,往往发现只具稀少个体的物种较多,其次是具有中等数量的种类,非常富集的物种较少。总结这些资料最好的方法是列出种的观测频数 f_r ,即由 r 个个体代表的种数, $r=1,2,\dots$ 。这就构成了种-多度的分布,如果这种观测分布与某种理论分布拟合,就有可能将拟合分布的参数作为描述群落的统计量。

一般抽样理论将所研究的群落作为来自某个无限总体的一个随机样本,并假设每个种是随机散布的。如果第 j 种成员的平均密度为 λ_j ,认为第 j 种由 r 个个体代表的概率为 $P_r = e^{-\lambda_j} \frac{\lambda_j^r}{r!}$ 。考虑到所研究的群落中有 S 个种,同时把不同的 λ 值看成是从某个 λ 的连续分布(其密度函数为 $f(\lambda)$)中构成的大小为 S 的样本,于是,每一个种将由 r 个成员所代表的概率是:

$$p_r = \int_0^\infty \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} f(\lambda) d\lambda \quad (r=0,1,2,\dots)。$$

即假设不同的频数 $f_r (=SP_r, r=0,1,2,\dots)$ 的分布有复合波阿松分布形式(Pielou, 1978, 1975; Kempton, 1978; Bulmer, 1974)。

一般将不同种的 λ 值当做皮尔逊 III 型分布。因此: $P_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \left(\frac{p}{1+p} \right)^r \left(\frac{1}{1+p} \right)^k$ $r=0,1,2,\dots$ 。当描述聚集度量的参数 $k \rightarrow 0$,群落中具有 r 个个体的种的理论频数 $E_r = \frac{(X^r)}{r}$ ($r=1,2,\dots$),生态学文献中通常称为对数级数模式。

当 $k > 0$ 时,考虑到群落中含有0个个体的种是不可观测的,则截掉0类后具有 r 个个体的种的出现率 $P'_r = \frac{P_r}{1-P_0} = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \left(\frac{p}{1+p} \right)^r \left[\frac{1}{(1+p)^k} - 1 \right]$ ($r=1,2,\dots$)。这是截尾负二项式分布的一般形式(Pielou, 1978; Brain, 1953)。

若群落中普通物种较多,稀有种和富集种较少,即假设 λ 是对数正态分布的(平均数为 M ,方差为 V),那么具有 r 个个体的种的出现率为:

* 本文系中国科学院科学基金会资助课题内容之一。承中国科学院动物所虞佩玉副研究员、湖南师范大学王家福副教授、本院宋慧英副教授、游兰韶讲师鉴定部分标本,均此致谢。

$$P_r = \frac{(2\pi V)^{-\frac{1}{2}}}{r!} \int_0^\infty \lambda^{r-1} e^{-\lambda} e^{-(\ln \lambda - M)^2 / 2V} d\lambda \quad (r=0,1,2,\dots)$$

(Bulmer, 1974), 通常称为离散对数正态分布。

一些研究表明不同的研究对象适合不同的理论分布 (Preston, 1962; Kempton *et al.*, 1974; Taylor *et al.*, 1976), 所拟合的观测分布的估计参数能反映种-多度的关系及其变化趋势。这些研究大多以灯光诱集的蛾类群落为对象, 极少应用到自然群落, 特别是稻田害虫-天敌群落种-多度的研究。

本文以长沙地区综防区、化防区害虫-天敌群落资料为基础, 探讨其种-多度的分布关系, 对描述群落的几种多样性指数进行生态学效应的分析。

一、研究设计及方法

(略, 请见万方浩等, 1986)

二、结果与分析

1. 稻田害虫-天敌群落种-多度关系

在稻田害虫-天敌群落的研究中, 多样性指数在衡量群落的变化, 群落最佳物种结构等

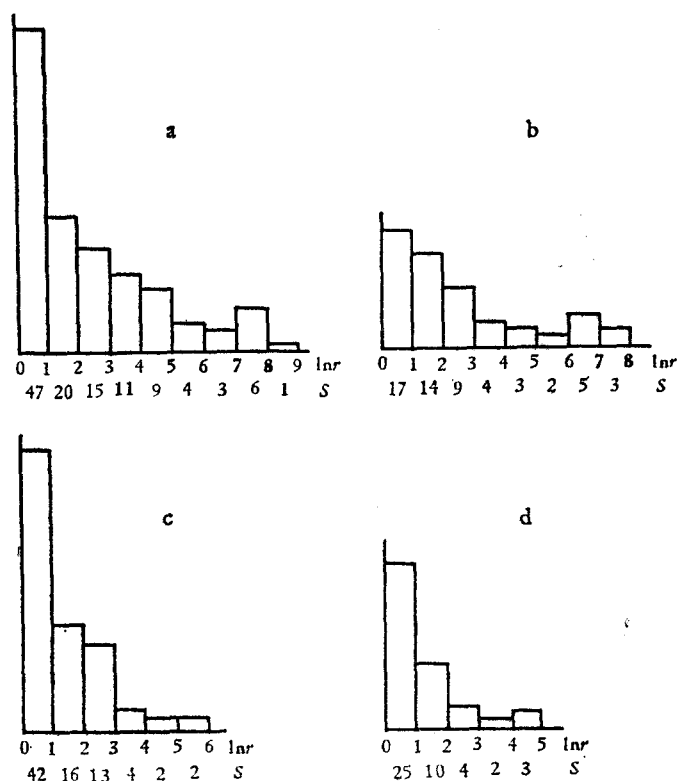


图 1 群落种-多度分布图 (lnr 代表级数, S 为落入该级中的所有种数)

a. 综防区害虫-天敌群落; b. 化防区害虫-天敌群落; c. 综防区寄生类亚群落; d. 化防区寄生类亚群落。

fig.1 distribution of community species-abundance (lnr: the order of log-series; s: the number of species falling into the certain series)

a. pest-natural enemy community in IPM area, b. pest-natural enemy community in chemical control area (CCA), c. parasitic insect sub-community in IPM area, d. parasitic insect sub-community in CCA.

时,被认为是一个较好的统计量,但它所反应的信息是有限的。在大多数群落的组成中,都可看到个体稀少的种较多,富集种较少。这种种-多度的分布形式,以及分布中的参数,作为描述群落统计量的研究虽然较多(Bulmer, 1974; Pielou, 1975; Kempton *et al.*, 1974; Preston, 1962),但前人在稻田害虫-天敌群落的研究中却未注意到。

在研究群落种-多度关系时,并不列出种 1、种 2、……的个体数,只列出有 1 个个体的种数 f_1 ,有 2 个个体的种数 f_2 ,……,有 r 个个体的种数 f_r 等等。由于观测分布中常出现很大的 r 值,因此,需要利用出现率的对数组。这里采用 Pielou (1975) 提出的以 e 为底的级数,即 $\ln r$ 。

将综防区、化防区全年调查获得的数据加以整理,以寄生类亚群落和害虫-天敌群落(不包括寄生类)的资料,分别绘制成种-多度分布图(图 1)。并分别统计稀有种(只有 1 个或 2 个个体的种)和富集种(寄生类超过 120 个个体,害虫-天敌群落中超过 1,200 个个体的种)在群落中所占的比例(表 1)。

表 1 各类群落中稀有种、富集种及其相对百分率

table 1 rare species, rich species and their relative percentages in different communities

群落类型	总种数	稀有种(%)	富集种(%)
综防区寄生类亚群落	79	42(53.2)	3(3.8)
化防区寄生类亚群落	44	25(56.8)	2(4.5)
综防区害虫天敌群落	116 ¹⁾	47(40.5)	7(6.0)
化防区害虫天敌群落	57 ¹⁾	17(29.3)	3(5.3)

1) 其中蓟马类或宽尾蚜(2 个种)均看成一个种的数据

由图 1 和表 1 看出:群落中大多数种类是只有 1 个或 2 个个体的稀有种,极少数种类是富集种。种-多度分布图反映了群落组成的结构趋势和物种共存于群落中的原则:可容纳大量的稀有种(29.3—56.8%),只容纳较少的富集种(3.8—6.0%)。

将上述 4 种类型的种-多度分布资料按 $\ln r$ 级数分组后,分别用对数级数分布模式和截尾负二项式分布模式拟合。

对数级数模式中,采用 Birch (1963) 提出的演算法,从 $S = -\alpha \ln(1 - X)$ 及 $N = \frac{\alpha X}{1 - X}$

两式中估计 $\hat{\alpha}$ 和 $\hat{X}$ 值。然后按 $E_r = \alpha \frac{X^r}{r}$ 求解第 r 个个体所具有的种的期望频数。

截尾负二项式模式中,利用观测分布的一、二阶矩与理论分布的一、二阶矩的配对式:

$$\begin{cases} m = \frac{kp}{1 - (1 + p)^{-k}} \\ \frac{\bar{r}}{m} = p(1 + k) - 1 \end{cases} \quad \left(\text{其中: } m = \frac{\sum r f_r}{\sum f_r}, \bar{r} = \frac{\sum r^2 f_r}{\sum f_r} \right)$$

用连续逼近法估计参数 $\hat{k}$ 和 $\hat{p}$ 。然后按 Pielou (1975) 提出的简便计算式,估计具 1 个个体

的种的期望频率: $P_1' = k \left(\frac{p}{1+p} \right) \left[\left(\frac{1}{1+p} \right)^k - 1 \right]$ 。再利用循环关系式: $P_{r+1}' = \left(\frac{k+r}{1+r} \right) \cdot$

$\left(\frac{p}{1+p} \right) P_r'$ ($r=1, 2, \dots$) 求解其他。

将观测频数 O 与理论频数 E 进行适合性检验, $\chi^2 = \sum [(O-E)^2/E]$ 。

表 2 列出化防区害虫-天敌群落拟合的结果, 其他结果见文述。

表 2 化防区害虫-天敌群落观测分布与理论分布的拟合

table 2 fitness between observed and expected distribution in pest-natural enemy community in chemical control area

$\ln r$	r	O	对数级数模式 $E_{\text{对}}$	截尾负二项式模式 $E_{\text{截}}$
0—1	1, 2	17	12.18	11.73
1—2	3—7	14	8.85	8.75
2—3	8—20	9	8.07	8.13
3—4	21—54	4	7.70	7.87
4—5	55—149	3	7.75	7.78
> 5	> 149	10	12.45	12.75

$S=57, N=8715$

对数级数模式: $\hat{\alpha}=8.128, \hat{x}=0.9991$

$\chi^2=10.19 < \chi^2_{0.025, 4}=11.1$

截尾负二项式分布: $\hat{k}=0.01676, \hat{p}=997.06$

$\chi^2=11.05 < \chi^2_{0.01, 3}=11.35$

4 种群落资料拟合的结果

1) 综防区害虫-天敌群落由于极高的稀有种比例, 上述两种理论分布均不能很好地拟合。

2) 化防区害虫-天敌群落可拟合对数级数模式 ($p>0.025$), 其理论分布式 $E_r = \frac{8.128 \times 0.9991^r}{r}$; 亦可拟合截尾负二项式模式 ($p>0.01$), 其理论分布式 $E_r = \frac{\Gamma(0.01676+r)}{r!} \times 0.999^r \times 7.8599$ 。

3) 综防区寄生类亚群落可拟合对数级数模式, 其理论分布式 $E_r = \frac{19.253 \times 0.9835^r}{r}$ ($\chi^2_3=12.13, p>0.005$)。但不可拟合截尾负二项式分布。

4) 化防区寄生类亚群落可拟合对数级数模式, 其理论分布式 $E_r = \frac{12.378 \times 0.9689^r}{r}$ ($\chi^2_3=7.78, p>0.05$)。但不可拟合截尾负二项式分布。

上述结果中, 以化防区寄生类亚群落的拟合结果为最好。从拟合的结果可知, 对数级数模式对于受人工干扰的稻田害虫-天敌群落种-多度的分布是一个较好的理论分布式。它所要求的是适当多的稀有种和较少的富集种。

2. 群落统计量的生态学效应

1) 多样性指数的生态学意义及其判别力 前已述及, 群落定量研究的方法一是采用多样性指数来描述群落的变化, 研究群落对环境的反应, 或群落在演替过程中的特性; 一是采用群落种-多度的观测频数分布, 寻找某种适合的理论分布来研究群落的内部结构, 预测种-多度的分布形式。后者要求较大的样本(如全年灯光诱集的蛾类、群落演替阶段中动物和植物的调查资料)。对于小样本, 特别是依时间序列调查的单一农田作物中的昆虫样本, 常采用多样性指数研究其对环境变化的反应。但各指数所依据的理论不同, 它所能反应出的效应亦就不一。Simpson (1949) 指数 ($D = 1 - \sum \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$)、Hurlbert (1971) 的种间相遇

机率(PIE)指数 ($\Delta = \frac{N}{N-1} \left[1 - \sum \left(\frac{N_i}{N} \right)^2 \right]$) 是基于概率论的指数。前者以随机抽取两个个

体属于不同种的概率为基础, 后者以每个个体能与群落中其他个体相遇或相互作用时种间相遇的概率为基础, 来描述群落中多样化的程度, 其实这是一种共同的解释, 在使用 Simpson 指数的无偏估计式时, 两指数值完全相同。Shannon-Weaver 指数 ($H' = \sum p_i \ln p_i$)、Brillouin 指数 ($H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{\prod N_i!}$) 是基于信息论的指数 (Pielou, 1978), 它们以各类昆虫所能反映

的信息多寡为基础, 反映种类数以及各种类分布状况的不定度。当种类数增加, 分布越均匀, 则不定度增加, 多样性值也越高; 反之亦然。Hill (1973) 提出了 ($N_1 = \exp(H')$, $N_2 = 1/(1 - D)$) 两种指数, 其实这正是对 Shannon-Weaver 指数和 Simpson 指数的改良。哪一种指数更可取? 有效的方法是比较它们反映环境变化对群落影响的能力, 表 3 是用其中 5 种指数对 5 个不同环境中 6 个样本进行多样性统计的方差分析, 要求多样性指数尽量反映出

表 3 5 个不同环境中 (各 6 个样本) 5 种多样性指标统计的方差分析

table 3 variance analysis of 5 diversity indices for 5 different environmental sites (each has 6 samples)

变 异 来 源	均 方 值				
	D	PIE	H'	N ₁	N ₂
环境间方差v ₁	0.006	0.006	0.415	0.0204	35.132
环境内方差v ₂	0.00076	0.00076	0.022	0.00248	1.63
v ₁ /v ₂	7.895	7.895	18.864	8.226	21.553

不同环境间的最大差异, 而环境内的差异要小。因此, 比较环境间与环境内的均方比率大小, 便可了解到哪种指数具有环境变化对群落影响的最大判别力。均方比率值大, 判别环境间差异的能力就大。由表 3 可知, Shannon-Weaver 指数、N₂ 指数较为理想。

2) 多样性值 (H') 的行为变化 多样性在描述群落的结构水平、反映群落间的差异或反映不同群落对环境变化的判别能力时, 并不是万能的。一个种数少, 均匀度高的群落可能和另一个种数多、均匀度低的群落具有相同的多样性, 其含糊性难以避免。这种含糊性在大样本中更为突出 (表 4)。

表 4 多样性值(H')、均匀性值(J)的行为变化
table 4 behavior changes of diversity(H') and evenness(J)

样点数 ¹⁾	10	20	30	40	50	60	70	140
总个体数(N)	138	409	659	1,006	1,292	2,005	2,732	5,200
种类数(S)	23	32	51	61	66	72	78	100
多样性(H')	2.446	2.518	2.828	2.916	2.927	2.856	2.837	2.848
均匀性(J)	0.780	0.727	0.719	0.709	0.699	0.668	0.651	0.619

1) 每样点20丛禾

表 4 资料取自1983年综防区逐次调查的累加值,因此,后一级包含有前一级或前几级的所有信息。随着样本增大,种类数增加,个体数增加,多样性值增加到一定阈值后将会下降,均匀性则一直减小。可见一个累加样本的多样性,或者说相对无限大的样本,对于增加新有种(与原有种相对而言)或改变原有种的丰盛度,会逐渐地不敏感。如果增加的是稀有种类,其个体数只代表总体的极少部分,在大样本中对多样性的贡献不会很大;如果增加的是富集种的丰盛度,又会使得各个种个体数的分布极不均匀,导致多样性含糊不清。表 4 中样点数增加到60后,多样性值反而下降。同时,由于对数对大样本的不敏感性,亦使得多样性值(H')的测量不敏感。因此,在实践中要得到可靠指标,必须谨慎地选择样本大小,使多样性指数一方面尽可能地反映样本本身所具有的特性,另一方面尽可能避免其含糊性。

3) 参数统计量($\hat{\alpha}$)的生态学意义 为方便讨论,指定不同大小的群落所占据的时间和空间,用其观测的种-多度分布拟合对数级数模式,其参数估计值 $\hat{\alpha}$ 、 $\hat{x}$ 及多样性值 H' 列于表 5。同时,以6/8—6/27 2号田3次联合样本为基础数据,在此基础上增加原有种成员

表 5 不同联合样本的参数估计 $\hat{\alpha}$ 、 $\hat{x}$ 及多样性值 H'
table 5 parameter estimates of $\hat{\alpha}$, $\hat{x}$ and diversity(H') in different combined samples

资 源 来 源	种类数	总个体数	平均个体数	$\hat{\alpha}$ 值	$\hat{x}$ 值	H' 值	适合水平
6月27日联合样本	48	558	11.63	12.61	0.9778	2.757	$p > 0.01$
6月17日联合样本	52	720	13.85	12.88	0.9824	2.745	$p > 0.005$
6月8—27日1号田3次联合样本	51	876	17.18	11.81	0.9867	2.819	$p > 0.1$
6月8—27日2号田3次联合样本	52	993	19.10	11.68	0.9883	2.793	$p > 0.3$
6月8—27日两田联合样本	63	1,849	29.67	12.59	0.9933	2.880	$p > 0.1$
1号田全生育期样本	75	2,465	32.87	15.39	0.9941	2.761	$p > 0.001$
2号田全生育期样本	78	2,732	34.91	14.99	0.9945	2.837	$p < 0.001$
方 差				2.173		0.0024	

或增加新有种(属稀有种),或将基础数据与扩大后的数据再混合成新的模拟数据,探讨其分布形式的变化及参数值的变化(表 6)。

分析表 5 和表 6 可知, $\hat{x}$ 的量值取决于总体中抽样的大小;如果样本取自同一个总体,则 $\hat{\alpha}$ 值不受样本大小的影响。表 5 中 $\hat{x}$ 值随样本的增大而增大,表 6 中 2 号模拟资料是在 1 号资料的基础上增加原有种成员,样本增大, $\hat{x}$ 值亦增大,而 $\hat{\alpha}$ 值稍有减小。但如果像 3 号

表 6 以 2 号田 3 次联合样本为基础扩大样本后的模拟结果

table 6 modeling results of enlarged samples based on 3-combined-sample at I-site

编号	模拟资料来源	种数	总个体数	平均个体数	$\hat{\alpha}$ 值	$\hat{x}$ 值	适合水平
1	6 月 8—27 日 2 号田 3 次联合样本	52	993	19.10	11.68	0.9883	$p > 0.3$
2	增加原有种成员	52	1,352	26.04	10.74	0.9921	$p > 0.75$
3	增加新有种	62	1,048	16.90	14.42	0.9864	$p > 0.25$
4	1 与 2 混合	104	2,345	22.58	22.29	0.9906	$p > 0.01$
5	1 与 3 混合	114	2,401	21.06	24.89	0.9897	$p > 0.2$

资料一样增加新有种, 且增加的新有种属稀有种类 (增加 10 个种仅增加 55 个个体), 则 $\hat{x}$ 值随样本的增大而有所减小, $\hat{\alpha}$ 增加较快。

因此在考虑扩大所研究的群落时, 可以推知: (1) 如果增加抽样样本数或增加抽样区域, 有可能增加新有种或增加原有种的个体, 若增加新有种且属于稀有种, $\hat{\alpha}$ 值必将增大。

(2) 如果扩大作为群落成员的范围, 例如考虑将害虫亚群落扩大到害虫-天敌群落, 或扩大到节肢动物群落, 若原群落 (害虫亚群落、天敌亚群落) 的种-多度分布形成一个对数级数分布, 则在扩大后的群落中, 种-多度分布是由不同的对数级数分布混合而成, 仍然是对数级数分布。表 6 中 4 号、5 号模拟资料是分别将 1 号资料与 2 号、或 3 号资料混合而得到的数据, 1 号、2 号、3 号资料分别在 $p > 0.3$ 、 $p > 0.75$ 、 $p > 0.25$ 的水平上接受 χ^2 检验, 表明这 3 种资料的种-多度分布是对数级数分布的。现假设这 3 种资料来自 3 种不同类型的群落, 而混合后得到的仍是对数级数分布 ($p > 0.01$ 和 $p > 0.02$)。由此可知, 稻田害虫-天敌群落种-多度分布在按时间序列调查时, 若属于对数级数分布, 那么, 联合后的群落仍属对数级数分布, 正如表 5 的结果一样。因此, 用 $\hat{\alpha}$ 值代替在大样本中表现含糊的多样性值 (H'), 就更明瞭群落结构间的差异、或增加群落对环境变化反应的判别能力 (参考表 5 方差项)。

三、讨 论

作为测量多样性的指标, 应该考虑其本身所具有的生态意义, 至少在成对比较时能提出生态解释, 同时要了解测量式的变化行为, 谨慎选择抽样样方数与实体集合的类型, 或结合其他描述量共同分析。Pielou (1978) 曾指出一般多样性的测定式应该满足三个条件:

(1) 对所给定的种类 S , 当 $P_i = 1/S$ 时, 有最大多样性; (2) 在二个完全均匀的群落里, $S+1$ 个种的群落比 S 个种的群落有较高的多样性; (3) 当一个群落的个体可以分属于不同的等级分类单位时, 则不同等级的多样性指数值的和即为群落多样性指数。Shannon-Weaver 指数符合这 3 个条件, 是一个较好的统计量。其他指数的评述见 Hurlbert (1971)。

现代稻田害虫管理理论不仅注重经济目的, 而且要注重生态效益和社会效益。害虫管理的概念逐步被接受, 在某种意义上讲, 害虫管理就是综合防治的扩大化和完善化。在现代综合防治中, 大多是以个别害虫为对象而进行的。从群落学的观点出发, 应该考虑整个群落中害虫和非害虫的管理, 以环境稳定性-群落多样性-群落稳定性的关系为基础, 探讨害虫管理

的合理化途径。这就要求对群落的特性、功能以及群落中物种间的结构关系进行更深入的了解和研究。特别是对各营养层内、营养层间的相互关系和作用要有更明确的了解。就稻田害虫-天敌群落而言,应着重于研究群落中害虫-天敌物种间相互组合的多样化程度及其稳定性、害虫-天敌物种间发生的数量关系及其稳定性及害虫-天敌群落对外界干扰后的自我平衡调节能力。并以此作为害虫综合治理的理论基础,制定切实可行的综合治理措施。

参 考 文 献

- 万方浩、陈常铭 1986 综防区和化防区稻田害虫一天敌群落组成及多样性的研究 6(2):159—170.
- Birch, M.W. 1963 An algorithm for the logarithmic series distribution. *Biometrics* 19:651—652.
- Brian, M.V. 1953 Species frequencies in random samples from animal population. *J. Anim. Ecol.* 22:57—64.
- Bulmer, M.G. 1974 On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics* 30:101—110.
- Hill, M.O. 1973 Diversity and evenness:A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2):427—432.
- Hurlbert, S.H. 1971 The nonconcept of species diversity:A critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4):577—586.
- Kempton, R.A. et al. 1978 A comparison of three measures of species diversity. *Biometrics* 34:25—37.
- Kempton, R.A. et al. 1974 Log-series and log-normal parameters as diversity distriminants for the *Lepidoptera*. *J. Anim. Ecol.* 43:381—399.
- Pielou, E.C. 1978 (卢泽愚译) 数学生态引论. 科学出版社.
- Pielou, E.C. 1975 *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York.
- Preston, F.W. 1962 The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43(2):185—215, 43(3):410—432.
- Simpson, E.H. 1949 Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Taylor, L.R. et al. 1976 Diversity statistics and the log-series model. *J. Anim. Ecol.* 45:255—272.

STUDIES ON THE CHARACTERISTICS OF THE PEST-NATURAL ENEMY COMMUNITY IN PADDY FIELDS

—THE SPECIES ABUNDANCE RELATIONSHIP AND THE ECOLOGICAL EFFICIENCY OF COMMUNITY STATISTICAL DATA

Wan Fanghao Chen Changming

(Hunan Agricultural College)

In this paper, the log-series model for studying species-abundance distributions of pest-natural enemy communities in paddy fields is discussed. Ecological efficiencies of several diversity indices are compared too.

The log-series model is the ideal one which describes the species abundance distributions in the pest-natural enemy community in paddy fields. Analyzed data show that those two communities which follow a single log-series distribution respectively could be enlarged or mixed into a community which follows still a log-series model.

The Shannon-Wiener index has stronger discriminant ability than others among different sites. But it appears insensitive for community compositing changes in a large sample. The parameter $\hat{\alpha}$ in the log-series model is more appropriate for the statistic describing community.