

山楂叶螨、苹果全爪螨及其捕食性
天敌生态位的研究

——营养生态位*

秦玉川 沈佐锐 黄可训

赵玉珍

5476.2

(北京农业大学植保系, 北京, 100094)

(中国科学院物理研究所, 北京)

摘要 多维营养生态位由红星苹果叶片的10种无机营养元素组成。利用树冠不同部位各营养元素含量和各物种主要活动位点构成的矩阵进行多元统计分析建立各物种的多维营养生态位。针对各物种营养生态位在时间维上的变化,进行了生态位膨胀和中心转移分析。结果表明:(1)主成分分析使10个营养维降为二维规范空间PC I和PC II。PC I代表了综合主成分,PC II代表了不同营养成分的特殊作用。(2)两种叶螨间的营养生态位在生长季中期较相似,而在前后期有较大差别,捕食螨的营养生态位与叶螨的近似,而草蛉、小花蝽的营养生态位与绣线菊蚜的近似。(3)各物种的营养生态位都沿时间维进行膨胀与中心转移。

关键词 山楂叶螨, 苹果全爪螨, 捕食性天敌, 营养生态位。

营养生态位是多维生态位的重要组成部分。营养包括有机和无机的两部分。本文研究两种叶螨及其捕食性天敌的无机营养生态位主要是考虑到在农事操作上无机营养易于人为调控。如通过营养施肥的方法调整苹果树的营养,进而通过食物链乃至食物网的关系调整叶螨及其天敌的营养以改变各种群的密度及分布。Santos研究了苹果叶片中N、P、K、Mg及Ca与叶螨(包括苹果全爪螨)及其捕食性天敌 *Zetzellia mali* 的关系,认为叶片营养、土壤水分及叶片温度等条件直接影响着叶螨密度,而对捕食者-猎物动态循环(Predator-Prey cycle)产生间接影响^[1]。更多的人研究了氮素与叶螨密度的关系,同叶螨天敌的关系^[2,3]。但这方面的相关性尚无一致性的结论。作者认为这些研究仅给出了叶片营养与其寄生者的相关趋势,还未能阐明寄生者的营养空间以及寄生者之间、寄生者与其寄主间以及天敌间营养空间的关系,这正是营养生态位要解决的问题。特别是在营养多维的情况下,通过多维营养生态位的建模分析可提供各营养维对种群作用的综合效应及特殊效应。

1 材料与方

1.1 田间调查

时间为1987—1990年。调查研究的物种有:山楂叶螨(*Tetranychus viennensis*),苹果全爪螨(*Panonychus ulmi*),绣线菊蚜(*Aphis citricola*),草蛉(以 *Chrysopa sinica* 为主),东亚小花蝽(*Orius sauteri*),捕食螨(*Amblyseius pseudolongispinosus*)及其它捕食性天敌(以七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 和塔六点蓟马 *Scolothrips takahashi* 为主)。方法同时空生态位^[4]。

1.2 叶片的营养测定

1.2.1 取样及测前处理 在1990年的6月15日、7月11日和8月4日分3次取样。每次取

*本研究得到了北京中关村地区联合分析测试中心的资助。

本文于1992年5月11日收到,修改稿于1993年1月26日收到。

样选取 5 株苹果树, 每树按前述 20 个样点⁽⁴⁾, 每样点抽取 30 片叶子, 同样点的叶子进行混合, 带回室内洗涤、烘干、粉碎备用⁽⁵⁾。

1.2.2 营养测定 采用干灰化法进行灰化⁽⁶⁾。用 HCl 和去离子水定容后, 在等离子体直读光谱 (ICAP 光量计 800 系列 MARK I) 上测定各无机离子含量。测定的离子为: K、P、Mo、Zn、Cu、Mn、B、Ca、Mg 和 Fe。

1.3 计算方法

1.3.1 确定不同月份两种叶螨及天敌在树冠内主要活动位点以 1987—1990 年 6—8 月的田间调查材料, 分月统计 4 年各物种在树冠 20 个位点出现的频率, 由下式选定主要活动位点:

$$P_{ni} = \sum_{k=1}^m P_{nik}/m \quad (i = 1, 2, \dots, N; \quad s = 1, 2, \dots, G) \quad (1)$$

取 $P_{ni}/E(P_{ni}) \geq 1$ 的位点为物种 s 的主要活动位点。式中 P_{nik} 为物种 s 在位点 i 时间 k 的分布频率, m 为 4 年的总调查次数; P_{ni} 为 4 年间物种 s 在位点 i 平均出现的频率; $E(P_{ni})$ 为该物种在各位点出现频率期望值; N 为位点总数 ($N=20$); G 为物种总数 ($G=7$)。

1.3.2 计算多维生态位空间的构造及各物种多维生态位⁽⁶⁾ 设群落中有 G 个种群, 在某时刻第 s 种群的环境变量数据矩阵由 Q 个环境变量 (这里为多维营养变量) 在该种群所在的 R 个小生境中的测量值构成, 则第 s 种群的环境变量矩阵为 $R \times Q$ 矩阵:

$$(X_s) = (X_{ij})_{R \times Q} \quad (s = 1, 2, \dots, G; \quad i = 1, 2, \dots, R; \quad j = 1, 2, \dots, Q)$$

进而计算:

$$(X_s) = \left(\sum_{i=1}^R X_{ij}/R \right)_{R \times Q}$$

则 G 个种群构成的环境变量矩阵为

$$(X) = \begin{bmatrix} X_1 \\ X_2 \\ \vdots \\ X_G \end{bmatrix}_{G \times Q}$$

对矩阵 (X) 进行 R 型主成分分析, 求得累计信息量大于 85% 的各特征根 λ 所对应的各特征向量组成的矩阵 $(U_{p \times Q})$, $p \leq Q$, 从而使 (X) 得以降维。各种群生态位的计算, 先作变换

$$Y_s = (U)(X_s)^T \quad (2)$$

式中 (X_s) 是对 (X_s) 进行标准化和正态变换后形成的矩阵, Y_s 成为 $p \times R$ 矩阵, 这种变换是正交的, 故这种变换就是将种群 s 在原来的 Q 维空间中的观察点集正交投影到 p ($p \leq Q$) 维规范空间上。最后对该种群的 p 个新变量的协方差阵用主轴技术, 计算出 95% ($\alpha=0.05$) 正态等密度概率椭圆 (或椭球或多维体)。这些椭圆 (椭球或多维体) 就构成了该种群的生态位。若最后主成分 (PC) 空间为 2 维 ($p=2$), 或 3 维 ($p=3$) 时, 则 s 种群的 95% 等密度概率椭圆面积或椭球体积如下:

$$\text{生态位面积: } s_1 = \pi \left\| \sqrt{X_p^2(\alpha) \cdot \lambda_1} \cdot e_1 \right\| \cdot \left\| \sqrt{X_p^2(\alpha) \cdot \lambda_2} \cdot e_2 \right\| \quad (3)$$

$$\text{生态位体积: } V_s = (4/3)\pi \left\| \sqrt{X_p^2(\alpha) \cdot \lambda_1} \cdot e_1 \right\| \cdot \left\| \sqrt{X_p^2(\alpha) \cdot \lambda_2} \cdot e_2 \right\| \cdot \left\| \sqrt{X_p^2(\alpha) \cdot \lambda_3} \cdot e_3 \right\| \quad (4)$$

生态位重叠系数由各物种对的生态位椭圆 (或椭球) 相交面积 (或体积) 的倍数占两个物种

累积面积(或体积)的比值来表示(对 Dueser 等^[7]的公式稍加改动)

$$O. L'_{ij} = 2\Delta_{ij}/\Delta_i + \Delta_j \quad (5)$$

式(3)、(4)、(5)中 e_i 为对应 λ_i 的特征向量。 λ 用来决定生态位空间各轴的长短, e_i 用来决定生态位空间在 PC 空间中的方向。 Δ_i, Δ_j 及 Δ_{ij} 分别表示椭圆 i (或椭球 i), 椭圆 j (或椭球 j) 的面积(或体积)及它们的相交面积(或相交体积)。

2 结果与分析

2.1 不同月份两种叶螨及其捕食性天敌 10 种营养元素矩阵(X)主成分分析及二维规范空间的建立(见表 1)

由表 1 可看出不同月份第一主成分 PC I 和第二主成分 PC II 占据的信息量大于总信息量的 85%。因此,如果以 PC I 和 PC II 作为生态位空间的轴所损失的数据资料信息就小于 15%。原来决定各种群位置的营养维数由 10 维降到了二维,因而大大简化了分析工作。比较各月份的 PC I 和 PC II, 可看出 PC I 的信息载量明显大于 PC II 的信息载量,反应了各元素的综合效应。但由于各元素系数符号分为正负不同的两组,说明不同元素组对各种群的效应不一致。PC I 反映了不同月份对各种群起主要作用的元素,由于元素系数符号的差别,说明这些元素对各种群的作用效应也不一致。另外,值得一提的是有的营养元素在不同月份的作用效应正好相反,如在 PC I 中 B 系数符号在 6 月份为负,而在 7、8 月份为正;在 PC II 中 Fe 系数的符号在 6 月份为正,而在 7、8 月份却为负。总之,主成分分析说明:10 种无机营养元素的主效应是综合的,而由于时间差别存在着不同营养成分效应差异。

2.2 不同月份各物种的营养生态位及其重叠关系(见表 2、3 及图 1—3)。

不同月份甚至同一月份各种群营养生态位的面积都有较大差异,但是相互靠近和重叠。苹果全爪螨的生态位面积在不同月份间变化不大,而山楂叶螨的生态位面积却随着时间推移有较大幅度的扩展,如由 6 月到 8 月增加了 63 倍之多。据分析这与该两种叶螨的空间生态位变化有关^[4]。6 月份山楂叶螨的分布空间主要在树冠下层和内层的一些位点上,而苹果全爪螨的分布空间基本占据了整个树冠。7 月份两种叶螨的空间生态位都较宽。而 8 月份苹果全爪螨种群往往陡然下降,使其空间生态位变小,但此时山楂叶螨的空间生态位变化不大。这样由于空间生态位的差异导致两种叶螨获取叶片营养的范围产生了变化。绣线菊蚜主要在 6 月份发生,又多集中在枝条端部,故此时、空生态位相对较窄。本文研究它在叶片上的营养生态位主要是便于了解它与叶螨及天敌的营养关系。由表 2、3 和图 1—3 可看出草蛉和小花蝽的营养生态位在叶螨和蚜虫并存的情况下更易受到蚜虫生态位的影响。这亦可间接地反映该两种天敌的主要捕食对象。如在 6 月份叶螨与蚜虫并存时,该两天敌的营养生态位面积与蚜虫的差不多,生态位重叠系数也高于与叶螨的重叠。7 月份随该蚜虫营养生态位缩小,该两天敌的生态位也大大缩小了。此时叶螨仍保持着高的种群密度,故该两天敌转为主要捕食叶螨(这时蚜虫本身的营养状况亦可能不适合天敌取食了)。它们与叶螨的生态位重叠系数也提高了。捕食螨的营养生态位与两种叶螨的较一致,受蚜虫营养生态位的影响较小。其它捕食性天敌由于其组成复杂,是“综合”占有其营养生态位的,即它们不仅以叶螨和蚜虫为食,还会以叶螨和蚜虫的天敌为食。对它们的营养生态位需进一步研究。

表 1 7 种群叶片 10 种营养元素主成分分析结果 (R 型主成分分析)

Table 1 Results of principal analysis of the ten elements from apple leaves

月份 Month	特征值 (λ_i) Principal values (λ_i)	第 1, 2 主成分的信总量 (%) The percentages for the first and second principal components (PC I and PC II)	累计信总量 (%) Accumulate of the PC percentages	第 1, 2 主成分的构成* The first and second principal components (PC I and PC II)
6	$\lambda_1=7.308368$	73.08370	73.08370	PC I = $0.3587528x_1 + 0.3209472x_3 - 0.3443408x_4 + 0.2956865x_5 + 0.2319122x_6 - 0.3366955x_7 + 0.3464666x_9 - 0.3582296x_{10} - 0.3671058x_8 + 0.1095749x_{10}$
	$\lambda_2=1.599388$	15.99389	89.07758	PC II = $-0.1447899x_1 + 0.1088213x_3 + 0.149233x_4 + 0.1692222x_5 + 0.512143x_6 + 0.2855348x_7 - 0.126429x_9 + 0.05858322x_{10} + 0.0564656x_8 + 0.7415216x_{10}$
7	$\lambda_1=5.165787$	51.65789	51.65789	PC I = $0.436697x_1 + 0.4154132x_2 - 0.02165748x_3 + 0.05439525x_4 + 0.3880565x_5 + 0.06711048x_6 + 0.4376264x_7 - 0.2987191x_8 - 0.4199885x_9 + 0.1451453x_{10}$
	$\lambda_2=3.361541$	33.61542	85.27331	PC II = $0.04229297x_1 + 0.00291089x_2 + 0.3760949x_3 - 0.5387449x_4 + 0.2358467x_5 - 0.4387014x_6 - 0.04200202x_7 - 0.2672295x_8 + 0.08307962x_9 - 0.4882092x_{10}$
8	$\lambda_1=7.880632$	78.80635	78.80635	PC I = $0.353206x_1 + 0.3451806x_2 - 0.3006807x_3 + 0.7695735x_4 + 0.3514905x_5 - 0.3560196x_6 + 0.3207468x_7 - 0.2713317x_8 - 0.3497903x_9 - 0.2094539x_{10}$
	$\lambda_2=2.076217$	20.76218	99.56852	PC II = $0.09002528x_1 + 0.164244x_2 + 0.3721303x_3 + 0.4536621x_4 + 0.1079772x_5 + 0.00409057x_6 - 0.289084x_7 + 0.4459958x_8 + 0.1115771x_9 - 0.5603723x_{10}$

* $x_1-K, x_2-P, x_3-Mo, x_4-Zn, x_5-Cu, x_6-Mn, x_7-B, x_8-Co, x_9-Mg, x_{10}-Fe$

表 2 两种叶螨及其捕食性天敌的营养生态位
Table 2 The trophic niche of the two mites and their predatory enemies

物种 Species	6 月 June	7 月 July	8 月 August
<i>T. v.</i>	0.0875970	0.9618050	5.6006303
<i>P. u.</i>	1.3511240	1.1476081	1.9300312
<i>A. c.</i>	1.9761497	0.9282840	—
<i>C. s.</i>	2.0762597	0.3499420	—
<i>O. s.</i>	2.0074023	0.4921996	—
<i>A. p.</i>	0.0000000	1.1139580	0.5386260
OPE*	1.6497510	2.2915656	—

* OPE(other predatory enemies)表示其它捕食性天敌种群,以下同。

2.3 各物种生态位中心随时间的转移分析

一定时间内某物种的生态位中心指在其多维生态位空间内该物种生态位的中心点(如本文生态位椭圆的圆心)。各物种的共同生态位中心指各物种生态位中心的算术均值点。某物种的生态位中心和各物种的共同生态位中心各自表明了在一定时间范围内该物种所在的生态位空间的最适点及各物种生态位空间最适点的中心点。该中心点意味着该时间范围内这些物种的生态位重叠的趋向。这对深入分析物种间对资源的竞争和分摊具有指导意义。

表 3 两种叶螨及其捕食性天敌的营养生态位重叠

Table 3 The trophic niche overlap of the two mites and their predatory enemies

	<i>P. u.</i>	<i>A. c.</i>	<i>C. s.</i>	<i>O. s.</i>	<i>A. p.</i>	OPE
	(a)0.06846	0.05460	0.03008	0.08362	0.00000	0.03228
<i>T. v.</i>	(b)0.79700	0.38088	0.47904	0.53948	0.76958	0.45238
	(c)0.48500	—	—	—	0.17548	—
		(a)0.83926	0.60336	0.46356	0.00000	0.19895
<i>P. u.</i>		(b)0.54508	0.40932	0.54418	0.68988	0.49490
		(c)—	—	—	0.39700	—
			(a)0.76690	0.64662	0.00000	0.41768
<i>A. c.</i>			(b)0.00000	0.33346	0.43240	0.37522
			(c)—	—	—	—
				(a)0.57916	0.00000	0.39542
<i>C. s.</i>				(b)0.33818	0.25986	0.18322
				(c)—	—	—
					(a)0.00000	0.73720
<i>O. s.</i>					(b)0.41798	0.35362
					(c)—	—
						(a)0.00000
<i>A. p.</i>						(b)0.62680
						(c)—

a、b、c 行分别表示 6、7、8 月份的重叠值。

The lines of a, b and c represent the niche overlap in June, July and August separately.

某时期 s 种群的生态位中心由(2)式得

$$\bar{Y}_{s,t} = E(Y_{s,t}) = \sum_{j=1}^R Y_{s,tj} / R \quad (6)$$

某时期各种群的共同生态位中心为

$$\bar{Y}_t = E(\bar{Y}_{s,t}) = \sum_{s=1}^G \bar{Y}_{s,t} / G \quad (7)$$

(s=1, 2, …, G; j=1, 2, …, P; k=1, 2, 3)

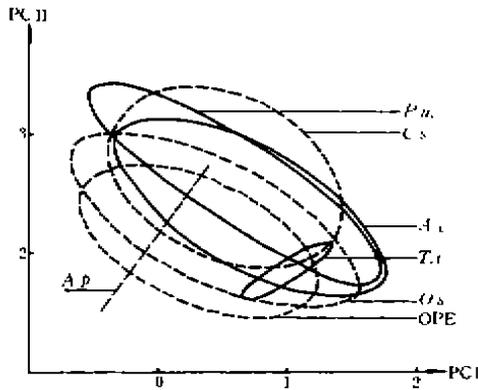


图 1 6 月份 7 个物种的营养生态位及生态位重叠
Fig. 1 The trophic niches and niches overlap of 7 species in June

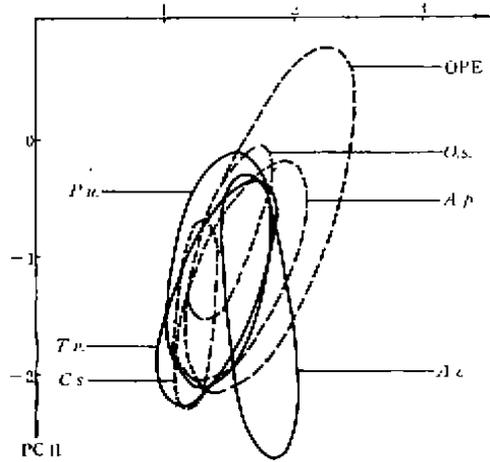


图 2 7 月份 7 个物种的营养生态位及生态位重叠
Fig. 2 The trophic niches and niches overlap of 7 species in July

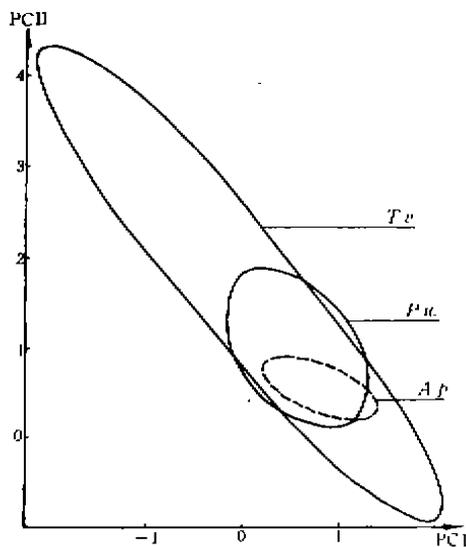


图 3 8 月份 3 个物种的营养生态位及生态位重叠
Fig. 3 The trophic niches and niches overlap of 3 species in August

R, G, p 的解释同前, k 指不同月份。

不同时期各种群营养生态位中心及其共同营养生态位中心见表 4。生态位中心的转移见图 4, 各种群的生态位中心间在月内距离较之月间距离要小得多, 说明同月份各种群的营养状况较为一致, 而不同月份的差异较大。这种现象导致了月份间各种群共同生态位中心的转移, 如图中箭头所示。PC I 与 PC I 对生态位中心转移的影响存在差异, 可用下式计算出这种差异的大小:

$$D_1 = Y_{1PC1_{max}} - Y_{1PC1_{min}}$$

$$D_2 = Y_{2PC1_{max}} - Y_{2PC1_{min}} \quad (8)$$

式中 Y_{iPCi} 表示 Y_i 在 PC_i 坐标上取得的最大和最小值, D_i 表示在同一 PC_i 坐标上上述最大值与最小值的差值。由 (8) 式根据表 4 的数据

算得: $D_1 = 1.06114, D_2 = 3.41643$

该结果表明 PC I 轴上的位移显然大于 PC I 轴上的位移, 说明各物种营养生态位中心的转移主要受 PC I 轴的支配。这也说明虽然在主成分分析中 PC I 的信息载量高于 PC I 的, 各营养元素对各种群的综合营养作用于某些具体元素组合的作用, 但营养元素的综合效应随时间变化不太大。而某些具体元素组合的作用特点却随着时间有较大的不同。这样, 在一定意义上来说, PC I 可能显得更重要。

表 4 不同月份各物种的营养生态位中心及共同生态位中心

Table 4 The trophic niche centres of 7 species and their common trophic niche centres in different months

物种 Species		6月 June	7月 July	8月 August
T. v.	\bar{Y}_{11}	1.011	1.407	0.028
	\bar{Y}_{12}	1.854	-1.298	1.690
P. u.	\bar{Y}_{21}	0.610	1.413	0.549
	\bar{Y}_{22}	2.589	-1.106	0.976
A. c.	\bar{Y}_{31}	0.695	-1.728	—
	\bar{Y}_{32}	2.370	-1.476	—
C. s.	\bar{Y}_{41}	0.546	1.222	—
	\bar{Y}_{42}	2.632	-1.476	—
O. s.	\bar{Y}_{51}	0.419	1.501	—
	\bar{Y}_{52}	2.260	-0.787	—
A. p.	\bar{Y}_{61}	-0.0579	1.593	0.806
	\bar{Y}_{62}	2.127	-1.122	0.542
OPE	\bar{Y}_{71}	0.315	1.791	—
	\bar{Y}_{72}	2.104	-0.714	—
\bar{Y}_1		0.505	1.522	0.461
\bar{Y}_2		2.278	-1.140	1.069

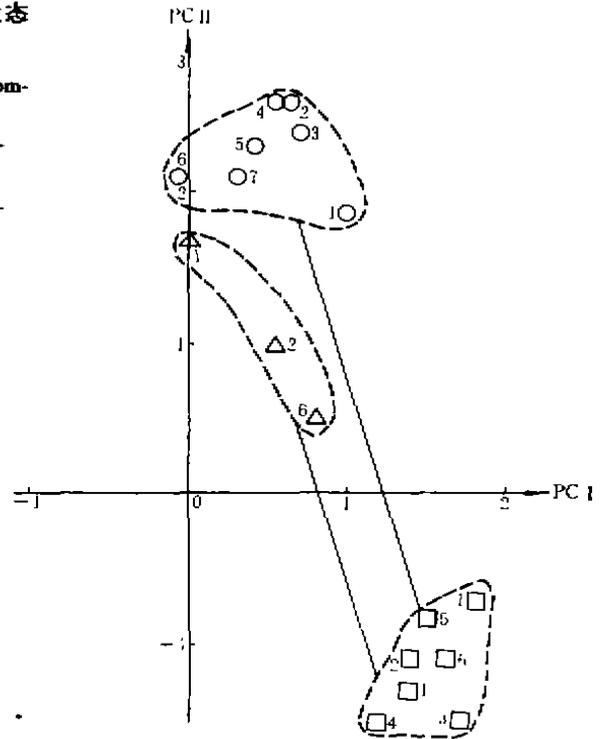


图 4 营养生态位中心的转移

○, □和△分别指 6、7 和 8 月份各物种的营养生态位中心

Fig. 4 The shift of the trophic niche centres

○, □ and △ indicate each trophic niche centre of 7 species in June, July and August, respectively

3 讨论

3.1 营养沿食物链传递时,经过各级消费者的消化吸收作用其成分的定性和定量可能逐级产生改变。故除了植食者外,植物营养对其它各级肉食者的影响是间接的。正如本文所研究的,植物的无机营养对叶螨和蚜虫的影响是直接的,它们的生态位信息也是直接的,而草蛉、小花蝽及捕食螨的营养生态位信息就是间接的。天敌的“直接营养生态位”只有测定了其猎物的营养后才能与其“间接营养生态位”相互印证。

3.2 传统生态位的量化多以生态位宽度来表现。本文各物种的营养生态位直接由 PC I - PC II 营养规范空间上 95% 等密度概率椭圆面积来表示。这样来量化生态位似更直观易理解。一般而言,多维空间通过主成分分析可降至 2-3 维,从而生态位可在平面上作图表示出来。

3.3 生态位胀缩和生态位中心转移分析有助于理解生态位规范空间中各维的作用及从动态角度理解生态位的构造。

参 考 文 献

- [1] Santos M A. Effects of host plant on the predator-prey cycle of *Zetzellia mali* (Acari: Stigmaeidae) and its prey. *Environ Entomo.* 1984, 13(1), 65—69
- [2] Hamstead E O and Gould E. Relation of mite populations to seasonal nitrogen levels in apple orchards. *J. Econ. Entomo.* 1957, 50, 109—110
- [3] Lord F T and Stewart D K R. Effects of increasing the nitrogen levels of apple leaves on mite and predator populations. *Can. Entomo.* 1961, XCIII, 924—927
- [4] 秦玉川, 蔡宁华等. 山楂叶螨、苹果全爪螨及其捕食性天敌生态位的研究——时间与空间生态位. *生态学报*, 1991, 11(4), 331—337
- [5] 全月澳, 周厚基. 果树营养诊断法. 北京, 农业出版社, 1982, 58—110
- [6] 王开洪, 周新远等. 柑桔叶螨及其天敌的生态位研究. *西南农学院学报*, 1985, 3, 70—84
- [7] Dueser R D and Shugart H H. Niche pattern in a forestfloor small mammal fauna. *Ecology*, 1979, 60, 108—118

ON NICHEs OF *TETRANYCHUS VIENNENSIS*, *PANONYCHUS ULMI* AND
THEIR PREDATORY ENEMIES——TROPHIC NICHEs

Qin Yuchuan Shen Zuorui Huang Kexun
(The Department of Plant Protection, Beijing Agri. Univer. 100094)
Zhao Yuzhen
(The Institute of Physics, Chinese Academy of Sciences)

The multi-dimensional trophic niches consist of 10 inorgano-trophic elements, detected in apple leaves collected from various positions of apple canopy, of the main movement positions of hawthorn spider mite *Tetranychus viennensis* Zacher, European red mite *Panonychus ulmi* (Koch) and their predators were investigated. The constituted data matrices were used in multi-statistical analysis to form the multidimensional trophic niches of these species. In consideration of the time-dimension, the expanse and contraction, centers shifting of these niches were analyzed. The results show: (1) After the screening of principal component analysis, two dimensions of components, the PC- I and PC- II, were left. PC- I, the primary one, reflected the synthetic function of various elements, and PC- II, the secondary one, reflected the main elements effecting on these populations in different stages. (2) The trophic niches between the two mites are similar in middle season, but different in early and late seasons. The trophic niche of *Amblyseius pseudolongispinosus* is similar to that of the two mites, but *Chrysopa sinica* and *Orius sauteri*'s are similar to that of *Aphis citricola*. (3) The centers and areas of each trophic niche of the species change with time.

Key words: *Tetranychus viennensis*, *Panonychus ulmi*, predatory enemies, trophic niche.