

386-392

28561(7)

第17卷第4期

生态学报

Vol. 17, No. 4

1997年7月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Jul., 1997

不同松林马尾松毛虫蛹及其寄生天敌群子的空间格局分析

石根生 李典谟

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

S763.421

S791.240.2

A

摘要 应用地统计学(geostatistics)的原理和方法研究了3种松林中马尾松毛虫越冬代蛹及其寄生天敌群子的空间结构和空间相关性。结果表明,湿地松-马尾松-火炬松混交松林中蛹的半变异函数曲线为球形,其空间格局为聚集型。受害程度高的马尾松纯林中,蛹的半变异函数曲线为指数形,空间格局为聚集型。受害程度低的纯马尾松林中,蛹的半变异函数曲线是一条截距为0.423,斜率为0.003814的直线,表明为随机或均匀型的空间格局。3种松林中蛹的寄生天敌群子的半变异函数均为近乎水平的直线,属随机或均匀型的空间格局。这些结果和方法可应用于种群时空动态格局及自然控制机理的研究。

关键词 马尾松毛虫蛹, 寄生天敌, 空间格局, 松林类型, 地统计学。

4

SPATIAL DISTRIBUTION OF MASSON-PINE CATERPILLAR PUPAE AND ITS PARASITIC NATURAL ENEMY GUILDS FOR THE OVERWINTERING GENERATION IN THE DIFFERENT PINE FORESTS

Shi Gensheng Li Dianmo

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract Studies on the spatial construction and distribution of masson pine caterpillar (*Dendrolimus punctatus* (Walker)) pupae and its parasitic natural enemy guilds for the overwintering generation in three pine forests (i. e., the pure masson pine stands of high and the low damage level, and the *Pinus elliottii*-*P. massoniana*-*P. taeda* mixed pine forest) were carried out using geostatistics. The results of analysis reveal spatial distributions of pupae and its parasitic natural enemy guilds semivariograms. The semivariogram of pupae was described by spherical model in the mixed pine forest, indicating an aggregated spatial arrangement. In the pure masson pine stands of high damage, semivariogram of pupae was fitted by an exponential model, also indicating an aggregated spatial arrangement. In the low damage stands, semivariogram was linear with 0.423 intercept and a very low slope (0.003814), indicating random or uniform spatial pattern. The semivari-

• 本文系国家自然科学基金重点项目资助内容之一。

收稿日期, 1997-02-08。

ograms of parasitic natural enemies guilds in three pine forests were linear with little slope, showing random or uniform distribution. The results and methods are applicable to the temporal and spatial dynamics of insect population and the insect pest ecological control.

Key Words: *Dendrolimus punctatus* (Walker), pupae, parasitic natural enemy, spatial distribution, pine forest, geostatistics.

昆虫种群空间格局是由物种的行为内在特征与栖境相互作用形成的种群个体在空间的分布形式。它的研究对于确定精确有效的抽样设计方案,了解种群猖獗与扩散行为、捕食与猎物关系、种内竞争关系以及制订害虫防治、管理策略都具有重要的意义^[1~4]。其研究方法从早期的频次分布法到以后的扩散型指数法、回归模型分析法及其改进形式的共同点是依赖于样本频次分布或均值-方差关系及其相应的判定准则确定空间分布格局,这些方法忽视了样本的空间位置和方向,不能区别不同空间格局的差异,并受样方和抽样区域大小的影响^[3,5~7]。因此需要一种既考虑样本值又考虑样本空间位置及样本间距离的方法来研究种群的空间格局。

地学统计学和经典的方法不同,考虑了样点的位置方向和彼此间的距离,直接测定空间结构相关性和依赖性,可用于研究有一定随机性和有一定结构性的各种变量的空间分布规律。本文应用地学统计学的原理和方法^[8~10],研究3种松林中马尾松毛虫越冬代蛹及其寄生天敌群子的空间分布,以揭示它们的空间分布型及空间关系。

1 材料与方法

1.1 野外试验区

研究试验区设在江西省高安市和弋阳县,为典型的低山丘陵区。选择3种不同类型的松林,它们分别是高安的两片马尾松(*Pinus massoniana*)纯林(其中一片为松毛虫高密度松林,该松林受害严重,松针失叶率达80%以上;另一片为松毛虫低密度松林,其受害程度低,松针失叶率不足25%)和弋阳的一片湿地松-马尾松-火炬松(*Pinus elliotii-P. massoniana-P. taeda*)混交林(其受害程度低,松针失叶率不足10%)。树龄大约8~15a,树高2.5~4.0m。松林覆盖度较小,地势平缓(坡度约3~5°)。样区面积混交林为180×65m²(1.17hm²),高受害纯松林是40×40m²(0.16hm²),低受害纯松林是50×50m²(0.25hm²)。试验区样地的位置、经纬度、海拔、林分组成、受害程度、取样网络及大小、样株数量详见表1。

表1 样地的位置、林分、受害程度、样区面积、取样网格及大小、样株数量

Table 1 The location, altitude, composition of forest, damaged level, areas of research fields, grid and its size, number of sample tree in the three forest

地点	位置	经纬度 海拔(m)	林分 组成	受害 程度	样区面 积(hm ²)	取样网格 及大小(m ²)	样株数 量(株)
Site	Location	Longitude and latitude, altitude	Composition of forest	Damaged level	Areas	Grid and its size	No. of sample
A	江西 弋阳	117°28'E 28°N 150m	混交林 ¹⁾	低,失叶 <10%	1.17	36×13 5.0×5.0	468
B	江西 高安	115°24'E 28°14'N 150~200m	纯林 ²⁾	低,失叶 <25%	0.25	20×20 2.5×2.5	400
C	江西 高安	115°24'E 28°14'N 150~200m	纯林 ²⁾	高,失叶 >80%	0.16	20×20 2.0×2.0	400

¹⁾湿地松-马尾松-火炬松林(*Pinus elliotii-P. massoniana-P. taeda* forest), ²⁾马尾松林(*P. massoniana* forest)。

1.2 取样方法

在马尾松毛虫越冬代蛹盛期进行取样调查。各类型的样地均采用网格状取样,以单株松树为取样单位,调查记录样株所在网格位置,样株针叶总体损失率,蛹及其寄生天敌群子的数量。各类型样地取样面积

和网格大小,样点间距等见表 1。

1.3 分析方法

根据区域化变量的理论(the theory of localized variable)^[9-11],在空间上昆虫种群数量是区域化变量,因此可用区域化变量理论和方法进行研究。本文通过计算马尾松毛虫蛹及其寄生天敌的实验半变异函数(semivariogram),拟合半变异函数模型、分析半变异函数结构来描述它们的空间格局及空间相关关系。对于观测的数据系列 $Z(x_i), i=1, 2, 3, \dots, n$, 样本半变异函数值 $r^*(h)$ 可用下式计算:

$$r^*(h) = [1/2N(h)] \sum [z(x_i) - z(x_i + h)]^2,$$

其中 $N(h)$ 是被 h 分割的数据对 $(x_i, x_i + h)$ 对数, $z(x_i)$ 和 $z(x_i + h)$ 分别是在点 x_i 和 $(x_i + h)$ 处样本的测量值, h 是分隔两样点的距离。

半变异函数有 3 个重要参数,即基台值(sill),变程(range)或称空间依赖范围(range of spatial dependence)和块金值(nugget)或称区域不连续性值(localized discontinuity)^[8-11]。它们决定半变异函数的形状结构。半变异函数的形状反映了昆虫种群空间分布结构或空间相关类型,同时还能给出这种空间相关的范围^[12-14]。几种常用的理论模型如球形、指数、高斯(gaussian)和线性函数都可拟合实验半变异函数^[1]。

2 结果与分析

3 种不同松林中马尾松毛虫越冬代蛹及其寄生天敌群子种群数量的实验半变异函数模型参数和种群空间分布型结果如表 2。它们的空间结构特征和空间关系分叙如下。

表 2 3 种不同松林中马尾松毛虫越冬代蛹及其寄生天敌群子空间分布的

半变异函数模型、参数值、空间变异成分、决定系数 R^2 及分布类型

Table 2 Models, Parameters, C_0, C_1 , sill, RSD, R^2 value, component of spatial variation and spatial patterns for pupae and its parasitic guild in the three pine forest

林分	受害程度	虫别	模型*	块金 C_0	C_1	基台值	变程	空间变异	决定系数 R^2	分布型
Compo-sition	Damaged level	Catolgy	Type of model	Nugget		Sill	RSD (m)	Component of spatial variation	Coefficient of determination	Pattern
混交	低	蛹	球形	0.354	0.252	0.606	38.7	41.58	0.923	聚集
混交	低	寄生群子	直线	0.092	4.627E-4	0.092			0.103	R/U^{**}
纯林	低	蛹	直线	0.423	3.814E-3	0.423			0.960	R/U^{**}
纯林	低	寄生群子	直线	0.145	1.374E-3	0.145			0.624	R/U^{**}
纯林	高	蛹	指数	0.93	0.52	1.45	5.49	35.86	0.550	聚集
纯林	高	寄生群子	直线	0.150	2.80E-4	0.150			0.521	R/U^{**}

* 直线模型: C_0 , 截距(块金); C_1 , 斜率; $r(h) = C_0 + C_1x$ 。球形模型: C_0 , 截距(块金); $C_1 = \text{sill} - C_0$; RSD (range of spatial dependence), 空间依赖范围; $r(h) = C_0 + C_1(1.5(X/\text{RSD}) - 0.5(X/\text{RSD})^3)$ 。指数模型 C_0 , 截距(块金); $C_1 = \text{sill} - C_0$; $r(h) = C_0 + C_1(1 - \exp(-3x/\text{RSD}))$ 。

** R/U 指随机或均匀分布。

2.1 混交林中蛹及其寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局

2.1.1 蛹的实验半变异函数和空间格局 混交林中马尾松毛虫越冬代蛹种群数量的空间分析, 结果表明蛹的数量显示了明显的空间结构(图 1A 和 B)。半变异函数在 38.7m 时达到基台值, 表明样点间的空间依赖性距离可达 38.7m。块金系数是 0.354, 基台值是 0.606, 表明在该取样尺度下在总变异中有 41.58% 是由空间依赖性产生的(图 1A)。三维密度分布直方图显示的空间结构可从半变异函数曲线图中得到反映(图 1B)。混交林越冬代蛹数量的空间格局呈聚集型分布。空间结构可用球形模型 $r(h) = 0.345 + 0.252(1.5(h/38.7) - 0.5(h/38.7)^3)$ 拟合。

2.1.2 寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局

混交林中越冬代马尾松毛虫蛹的寄生天敌群子数量的空间结构如图 2, 其半变异函数是一条截距为 0.092, 斜率为 0.0004627 的近乎水平的直线(图 2A)。半变异函数的基台值等于块金系数 0.092, 半变异函

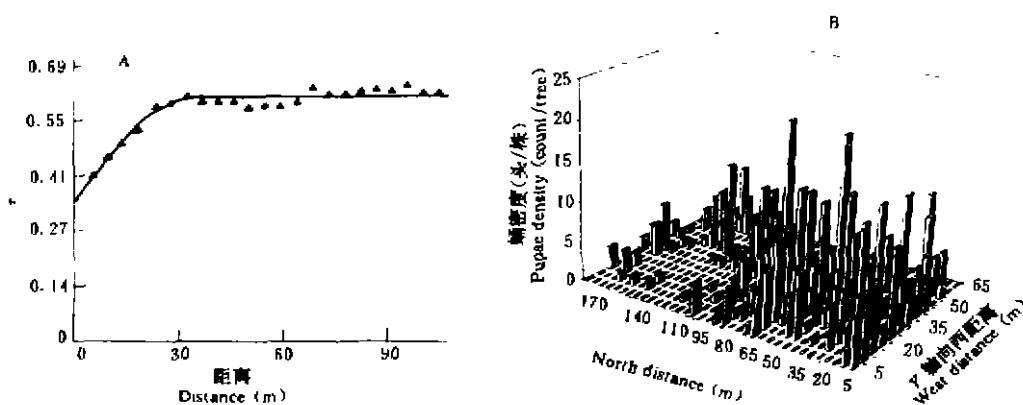


图1 混交林马尾松毛虫越冬代蛹的实验半变异函数曲线图(A)和蛹密度的三维分布直方图(B)
Fig.1 The experimental semivariogram of pine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional pupae density (B) in the mixed pine forest

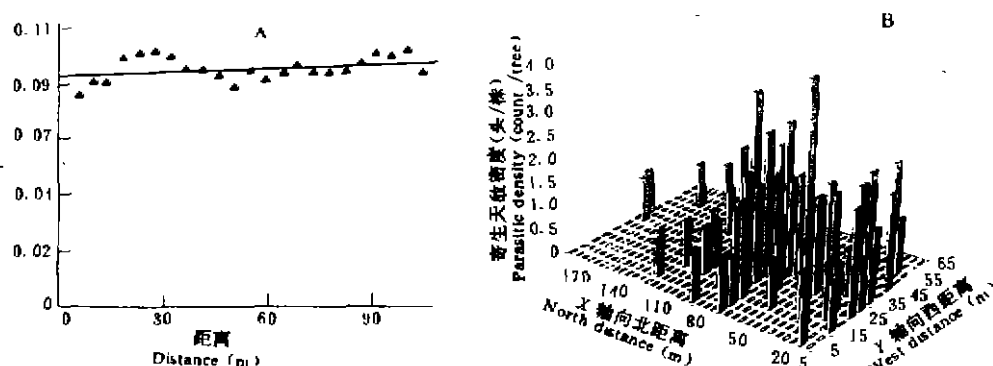


图2 混交林马尾松毛虫越冬代蛹寄生天敌群子的实验半变异函数曲线图(A)及其密度的三维分布直方图(B)
Fig.2 The experimental semivariogram of parasitic guild opine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional parasitic guild density (B) in the mixed pine forest

数曲线图可反映出天敌密度三维分布直方图显示的寄生天敌群子空间结构(图2B)。它的空间格局呈随机或均匀型分布,空间结构可用直线模型 $r(h)=0.092+0.0004627h$ 拟合。

2.2 低受害纯林中蛹及其寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局

2.2.1 蛹的实验半变异函数和空间格局 低受害纯林蛹的数量显示了随机或均匀的空间结构(图3A和B),半变异函数曲线呈近乎水平的直线,斜率极低为0.003814,因此它的分布为随机或均匀型,块金系数是0.423,基台值等于块金系数(图3A),三维密度分布直方图指示的空间结构可从半变异函数曲线图中得到反映(图3B)。空间结构可用直线模型 $r(h)=0.423+0.003814h$ 拟合。

2.2.2 寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局 低受害纯林中越冬代马尾松毛虫蛹的寄生天敌群子数量显示出随机或均匀的空间结构(图4A和B),其半变异函数是一条截距为0.145,斜率为0.0013741的近乎水平的直线(图4A)。半变异函数的基台值等于块金系数0.145。三维密度分布直方图显示的空间结构可从半变异函数曲线图中得到反映(图4B)。蛹寄生群子的空间格局呈随机型分布。空间结构可用直线形模型 $r(h)=0.145+0.0013741h$ 拟合。

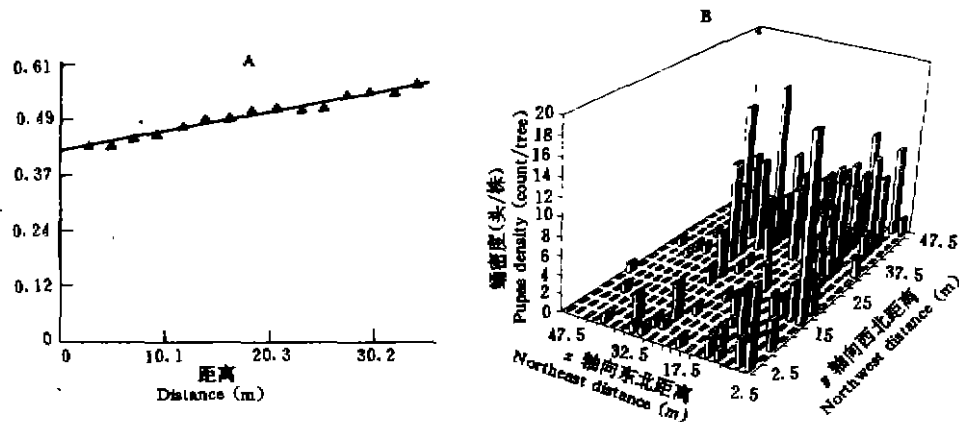
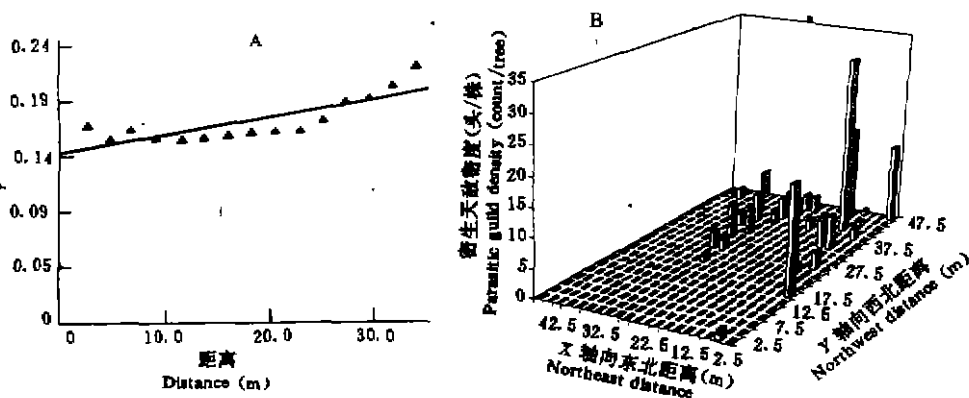


图3 低受害纯林马尾松毛虫越冬代蛹的实验半变异函数曲线图(A)和蛹密度的三维分布直方图(B)

Fig. 3 The experimental semivariogram of the pine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional pupae density (B) in the low damaged pure pine forest



4 低受害纯林中马尾松毛虫越冬代蛹寄生天敌群子的实验半变异函数曲线图(A)及蛹密度的三维分布直方图(B)

Fig. 4 The experimental semivariogram of parasitic gird of the pine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional parasitic gird density (B) in the low damaged pure pine forest

2.3 高受害纯林中蛹及其寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局

2.3.1 蛹的实验半变异函数和空间格局 在高受害纯林, 蛹种群数量显示一定的空间依赖性结构(图 5A 和 B), 半变异函数在 5.49m 时达到基台值, 表明样点间的空间依赖性距离为 5.49m。块金系数 0.93, 基台值 1.45, 表明在该取样尺度下在总变异中有 35.86% 是由空间依赖性产生(图 5A)。蛹的三维密度分布直方图指示的空间结构可从半变异函数曲线图中得到反映(图 5B)。蛹的空间结构可用指数模型 $\gamma(h) = 0.93 + 0.52(1 - \exp(-3h/5.49))$ 拟合。

2.3.2 寄生天敌群子的实验半变异函数和空间格局 在高受害纯林, 越冬代马尾松毛虫蛹的寄生天敌群子数量显示出随机或均匀的空间结构(图 6A 和 B)。其半变异函数是一条截距为 0.150, 斜率为 0.00028045 的近乎水平的直线(图 6A)。半变异函数的基台值于块金系数 0.150, 三维密度分布直方图显示的空间结构可从半变异函数曲线图中得到反映(图 6B)。蛹寄生群子的空间格局呈随机型分布。空间结构可用直线形模型 $\gamma(h) = 0.15 + 0.00028045h$ 拟合。

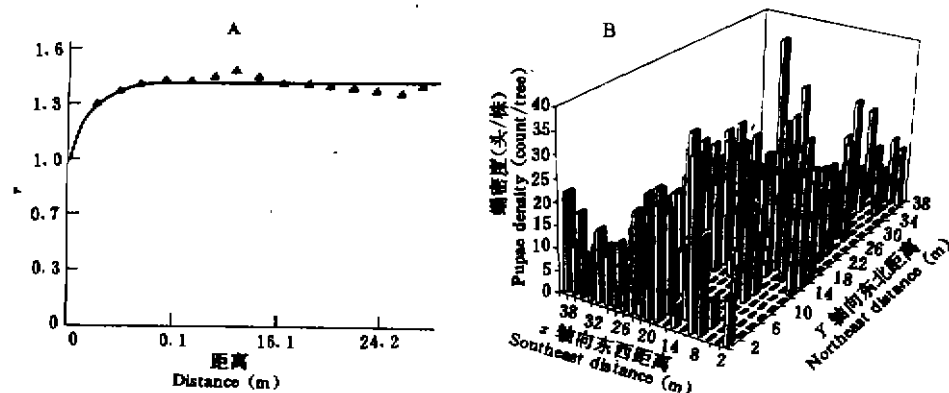


图5 高受害纯林马尾松毛虫越冬代蛹的实验半变异函数曲线图(A)和蛹密度的三维分布直方图(B)

Fig. 5 The experimental semivariogram of the pine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional pupae density (B) in the high damaged pure pine forest

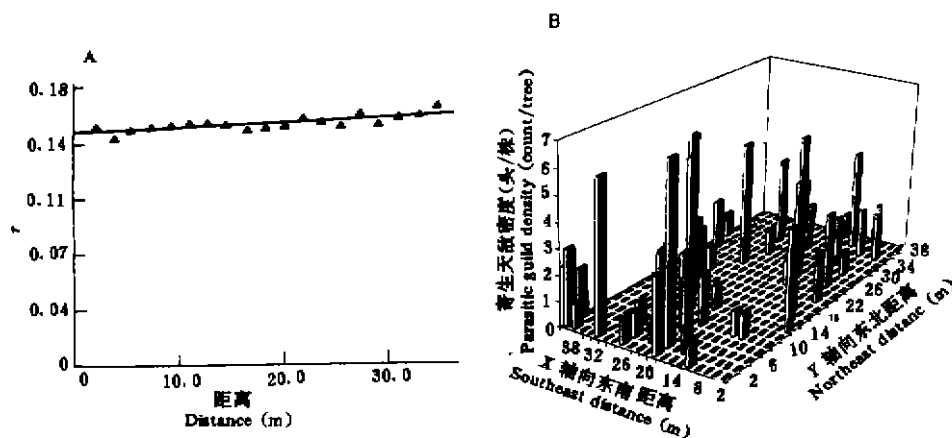


图6 低受害纯林马尾松毛虫越冬代蛹寄生天敌群子的实验半变异函数曲线图(A)及蛹密度的三维分布直方图(B)

Fig. 6 The experimental semivariogram of parasitic guild the pine caterpillar pupae for the overwintering generation (A) and 3-dimensional parasitic guild density (B) in the high damaged pure pine forest

3 讨论

3.1 利用昆虫种群空间格局研究的经典方法不仅不能充分获取种群数量分布的空间信息,也不能确定空间依赖范围大小;而且容易导致同一组资料用不同方法拟合空间格局时可能同时符合两种或两种以上的理论分布型,因而难以区别不同空间格局的差别^[10,16]。地学统计学方法分析昆虫种群空间格局则可以避免上述问题,它考虑了空间位置和方向,是真正意义上的空间格局分析。

3.2 理论半变异函数可由实测样点构制的实验半变异函数估计。实验半变异函数特征曲线揭示了变量空间结构的类型,空间结构揭示了相隔 h 距离的任意两点的相互作用程度,即空间依赖性。在昆虫种群空间格局研究中,半变异函数曲线图的形状反映了种群空间分布的结构及空间相关类型,还揭示这种空间相关范围大小。聚集空间分布的半变异函数曲线可以是球形、指数形、抛物形和高斯(gaussian)形,但数据的空间结构却存在着很大的变异^[11~15]。球形半变异函数指明的聚集分布,它的空间结构是当样点间隔距离达

到变程(即数据达到空间独立)之前时,样点的空间依赖性随样点间的距离增大而逐渐降低。指数形与球形模型类似但其基台值是渐近线^[15]。非水平状直线型的半变异函数表明数据是中等程度的聚集分布其空间依赖范围超过研究尺度^[14]。如果是随机分布,则 $r(h)$ 随距离无一定规律性变化,它由种群方差变化的点组成。完全随机或均匀的数据, $r(h)$ 呈直线或稍有斜率,块金值等于基台值,表明抽样尺度下没有空间相关性。

3.3 昆虫种群数量空间数据的这些变化对于探索理解昆虫怎样形成和为什么形成其空间分布有重要意义。半变异函数曲线可用于分析昆虫迁移扩散的空间动态格局,判断空间格局的类型、评估变量随机性和结构性所占比例,测定空间依赖范围及决定变量的最大变异方向。在松毛虫研究中利用地学统计学,结合地理信息系统和时间序列的分析可以研究松毛虫种群动态的空间格局和扩散特征并可预测松毛虫发生的密度和危害区域,分析影响害虫的重要环境因子,确定害虫的发生危害的最适条件和区域,为昆虫种群格局时空动态的研究及探索种群的自控制机理提供了强有力的方法。

参 考 文 献

- 1 Southwood T R E. *Ecological methods*. Chapman and Hall, London, 1978
- 2 Hassell M P, May R M. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 1974, **43**: 567~594
- 3 丁岩钦. 昆虫种群数学生态学原理. 北京: 科学出版社, 1980
- 4 Taylor L R. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.* 1984, **29**: 321~357
- 5 Sawyer A J. Inconstancy of Taylor's b ; simulated sampling with different quadrat sizes and spatial distributions. *Res. Popul. Ecol.* 1989, **31**: 11~24
- 6 Hurlbert S H. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos*. 1990, **58**: 257~271
- 7 Jumars P A, Thistle D, Jones M L. Detecting two-dimensional spatial structure in biological data. *Oecologia*. 1977, **28**: 109~123
- 8 Vieira S R, Hattfield J L, et al. Geostatistical theory and application to variability of some agronomical properties. *Hilgardia*. 1989, **51**: 1~75
- 9 侯景儒, 黄竞先. 地质统计学的理论和方法. 北京: 地质出版社, 1985
- 10 Liebhold A M, Rossi R E, Kemp W P. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 1993, **38**: 303~327
- 11 Lecoustre L, Fargette D, et al. Analysis and mapping of the spatial spread of African cassava mosaic virus using geostatistics and kriging technique. *Phytopathology*. 1989, **79**: 913~920
- 12 李天生, 周国法. 空间自相关与分布型指数研究. 生态学报, 1994, **14**(3): 327~331
- 13 Schotzko D J, O'keeffe L E. Geostatistical description of the spatial distribution of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in lentils. *J. Econ. Entomol.* 1989, **82**(5): 1277~1288
- 14 Williams III L, Schotzko D J, McCaffrey J P. Geostatistical description of the spatial distribution of *Limonius californicus* (Coleoptera: Elateridae) wireworms in the northwestern United States, with comments on sampling. *Environ. Entomol.* 1992, **21**(5): 983~995
- 15 Schotzko D J, O'keeffe L E. Effect of sample placement on the geostatistical analysis of the spatial distribution of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in Lentils. *J. Econ. Entomol.* 1990, **83**(5): 1888~1900
- 16 Liebhold A M, Zhang X, et al. Geostatistical analysis of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) egg mass populations. *Environ. Entomol.* 1991, **20**: 1407~1417