

祁连山红腹牧草蝗雌雄虫空间格局及关联性^{*}

张军霞^{**} 赵成章^{***} 殷翠琴 李丽丽

(西北师范大学地理与环境科学学院 兰州 730070)

摘 要 应用地统计学的方法,研究了祁连山北坡石羊河上游,6—10月之间红腹牧草蝗 *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentie) 雌雄虫的空间分布格局、动态变化及空间相关性。结果表明:红腹牧草蝗雌雄虫的半变异函数为球状模型与高斯模型,二者空间分布类型相同,均呈聚集分布;随着时间的变化均呈现“扩散—聚集—扩散—聚集”的动态特征,7—8月之间雌虫的变化强度明显强于雄虫;二者的模糊贴度指数在 0.53~0.71 之间,且指数随红腹牧草蝗的生长呈逐渐增加到减少的变化特征,表明雌雄虫在数量与空间上有较强的跟随关系,且跟随关系随红腹牧草蝗的生长发生明显的阶段性变化。

关键词 红腹牧草蝗, 空间格局, 祁连山, 地统计学, 关联性

The spatial distribution and association patterns of female and male *Omocestus haemorrhoidalis* in the Qilian Mountains

ZHANG Jun-Xia^{**} ZHAO Cheng-Zhang^{***} YIN Cui-Qin LI Li-Li

(College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract The spatial distribution pattern dynamics and spatial association of female and male *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentie) were investigated in the upper reaches of the Shiyanghe river, Qilian Mountain, from June 7 to October 17, 2010. The results show that the semi-variable function of female and male *O. haemorrhoidalis* can be described by both Spherical and Gaussian models. The spatial distribution pattern of both females and males was aggregative and the change in strength of the female was similar to that of the male. The spatial distribution pattern of this grasshopper had a dynamic trend of diffusion-aggregation-diffusion-aggregation, corresponding to the grasshopper developmental cycle, but the dynamic intensity of the female was stronger than that of the male from July to August. The fuzzy proximity between females and males was within a range of 0.53–0.78, implying close synchronization of the sexes in spatial distribution pattern dynamics.

Key words *Omocestus haemorrhoidalis*, spatial pattern, Qilian Mountain, geostatistic, association

种群的空间格局是研究种群特征、种群间相互作用及种群—环境关系的重要手段 (Greig-Smith, 1983; 张金屯, 1995)。昆虫格局动态的研究,有助于揭示物种间的联系及物种对环境的适应性 (邹运鼎, 1997)。蝗虫是一种复杂的生物类群,其空间格局具有多样性与复杂性特征 (Taylor, 1984; Sergeev, 1992; 郭中伟和李鸿昌, 2002; 杨洪升等, 2007)。因地形、土壤、植被、微气候等条件的差异 (颜忠诚和陈永林, 1997; Wachter *et al.*,

1998; 刘长仲和王刚, 2003) 以及蝗虫种类、发生历期、生活史等自身生物学特性的差异 (陈永林, 2007), 蝗虫种群空间分布格局不同。蝗虫种群内部雌雄比例、雌雄形态特征差异 (颜忠诚和陈永林, 1998)、雌雄虫行为差异 (孙晓玲等, 2006)、雌雄蝗虫对环境的适应、以及雌雄个体间的相互作用 (陈永林, 2007) 均是引起种群空间格局变化的重要原因。在草原生态系统中,因雌雄蝗虫自身生物学差异所引起的种群的复杂性与不确定性增

^{*} 资助项目:国家自然科学基金 (40971039)、甘肃省科技支撑计划项目 (1011FKCA157)、甘肃省高校基本科研业务费项目。

^{**}E-mail: zhangjx0401@163.com

^{***}通讯作者, E-mail: zhao cz@nwnu.edu.cn

收稿日期: 2011-05-03, 接受日期: 2011-11-01

加了种群空间格局的异质性。相反,雌雄虫的空间格局及变化可以反映环境等影响因子对雌雄蝗虫的影响,也可以揭示雌雄虫的生态适应对策。因此,雌雄虫的空间格局类型可以反推出格局的主要决定因子及格局的维持机理,是揭示蝗虫种群特征、雌雄虫关联性及发生规律不可缺少的研究内容。

红腹牧草蝗 *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentie) 属网翅蝗亚科牧草蝗属,在我国主要分布于内蒙古、山西、甘肃、新疆、西藏等地区,主要可危害多种禾本科牧草,是一种重要的草原害虫(陈永林,2007)。目前对其雌雄虫空间格局、动态变化性及二者相关性的研究未见报道。鉴于此,本文运用地统计学方法,对雌雄虫在调查过程中的空间分布格局、动态变化进行比较分析,对二者空间跟随现象进行确定与探讨,定量描述了雌雄虫在研究区内的空间信息、变化规律,为蝗虫种群生态学研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山北坡石羊河上游的肃南县皇城镇排马滩草原(37°55′15.4″~37°55′20.7″N, 102°01′01″~102°01′17.4″E),海拔 2 987~2 990 m,属于典型的大陆性气候,年均温 1~3℃,≥0℃的年积温 2 450℃,最热和最冷月气温分别为 12~15℃和 -11~-13℃,年降水量 350 mm 左右,主要集中在 6—9 月,蒸发量 1 500~1 800 mm,相对湿度 65%,年平均日照时数 2 800 h,无霜期 80 d 左右,土壤为山地栗钙土为主,植被以旱生多年生禾本科植物和湿中生灌木为主。该区是西北地区主要的蝗虫发生区,周期性的蝗灾常常造成严重的生态经济损失(赵成章等,2009)。

1.2 样地设置与调查分析

在红腹牧草蝗发生数量中等,坡度、坡向、植被均为一致的天然草场内设置采样区。采用平行跳跃法(王玉玲等,2004;毕守东等,2000)进行抽样,调查 8 行(东西走向),行距 100 m,每行设置 6 个小样区,样距 50 m,共设置 48 个小样区。从 2010 年 6 月 7 日开始至 10 月 7 日,每隔 10 d 在每个小样区内用捕虫网(网径 30 cm)按 Z(鲁挺,2001)形取样方法平行扫网 200 网,每网扫过植被

弧度 180°。将扫描到的蝗虫投入毒瓶,带回室内进行种类、龄级、雌雄的鉴定、记录。

1.3 分析方法

根据区域化变量理论研究昆虫的空间格局和空间相关关系。本文通过计算红腹牧草蝗雌虫与雄虫的实验半变异函数、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 $Z(x_i)$, $i = 1, 2, \dots, n$, 样本半变异函数值 $R^*(h)$ 可用下式计算:

$$R^*(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2.$$

其中, $N(h)$ 是被 h 分割的数据对 $(x_i, x_i + h)$ 的总数, $z(x_i)$ 和 $z(x_i + h)$ 分别是点 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)或称空间依赖性范围(range of spatial dependence)和块金值(nugget)或称区域不连续性值(localized discontinuity)。这 3 个参数反映了变异曲线图的形状结构,即反映了昆虫种群空间格局或空间相关类型,同时还能给出这种空间相关的范围。几种常用的理论模型如球型、指数型、高斯型(gaussian)和线型都可拟合实验半变异函数。球型半变异函数说明所研究的种群是聚集分布。指数型与球型模型类似但其基台值是渐近线。非水平状直线型的半变异函数表明种群是中等程度的聚集分布。如果是随机分布,则 $R^*(h)$ 随距离无一定规律性变化,完全随机或均匀的数据, $R^*(h)$ 呈水平直线或稍有斜率,块金值等于基台值,表明抽样尺度下没有空间相关性。

2 结果与分析

2.1 红腹牧草蝗雌雄虫多度变化

图 1 可知,红腹牧草蝗种群多度大致呈“增大-减小-增大-减小”的变化特征,雌雄虫多度变化基本与种群多度变化相一致,二者多度高峰期和低谷期相同或相近,但是在相同时期内雄虫多度明显大于雌虫,而且雄虫多度变化对种群多度变化的影响强于雌虫。从 6 月 7 日开始,雌雄虫多度均呈增长趋势,6 月 17 日二者多度达最大值,随后二者数量开始逐渐减小。在 7—8 月之间,雌雄虫多度发生一个较大的变化,雌雄虫多度呈现由逐渐增加到减少的变化趋势,但在此阶段内雄

虫的多度变化较雌虫剧烈,进入 9 月之后,雌雄虫多度均减小,种群开始衰退。

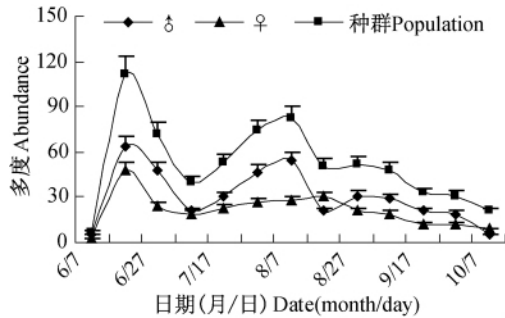


图 1 红腹牧草蝗雌雄虫多度变化
Fig.1 The abundance of female and male of *Omocestus haemorrhoidalis*

2.2 红腹牧草蝗雌雄虫的变异函数理论模型与空间分布格局

红腹牧草蝗雌雄虫的变异函数理论模型、参数及空间分布类型如表 1 所示,在整个调查中雌雄虫拟合较好的变异函数模型为球状模型与高斯模型。其中雌虫的变程范围为 23.35 ~ 179.23 m,雄虫的变程范围为 32.17 ~ 176.21 m,即二者的空间依赖范围在调查取样范围之内,且相差不大。雌虫与雄虫空间变异性变动范围分别为 36.46% ~ 94.76% 和 13.49% ~ 91.28%,随调查时间的

不同而显现出较大的变化。二者聚集度指数变动范围分别为 0.05 ~ 0.63 和 0.09 ~ 0.86。可以看出,红腹牧草蝗雌雄虫在整个调查日内均为聚集分布,即在整個调查时间段内雌雄虫的空间分布类型具有相似性,并且雌雄虫的变程、空间变异性变动范围大致重合,但是同一次调查中红腹牧草蝗雌虫的变差函数模型及参数与雄虫的并不尽相同。

2.3 红腹牧草蝗雌雄虫聚集度时序动态变化

由图 2 可知,红腹牧草蝗雌雄虫聚集度指数变动范围分别为 0.05 ~ 0.63 和 0.09 ~ 0.86,雌雄虫聚集度变化在调查时间段内基本相同。雌雄虫在 7 月 7 日以前表现为扩散趋势,7 月 17 日至 8 月 27 日期间,二者的聚集度增加,表现出短暂的聚集外,其余调查时间内聚集度均减小,表现为扩散趋势。红腹牧草蝗雌雄虫均呈“扩散 - 聚集 - 扩散 - 聚集”的空间动态变化特征。在 7 月 17 日至 8 月 27 日之间,雌虫的变化强度明显强于雄虫。

2.4 红腹牧草蝗雌雄虫种群半变异函数曲线的模糊贴近度

在同一时期,红腹牧草蝗雌雄虫的半变异函数曲线变化趋势反应了二者之间在空间上的跟随关系。应用模糊贴近度指数,就能反映出同一时

表 1 红腹牧草蝗雌雄虫的理论半变异函数模型参数
Table 1 Models, parameters and spatial patterns for female and male of *Omocestus haemorrhoidalis*

日期 Date	模型 Model		块金常数 C_0		基台值 Sill		变异程度 $C_0/Sill$ (%)		相关范围 RSD (m)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
2010. 6. 7	Spher	Spher	1.89	2.01	5.18	14.90	36.46	13.49	21.35	32.17
2010. 6. 17	Spher	Spher	1.25	1.65	2.46	4.13	50.81	39.95	93.45	60.43
2010. 6. 27	Spher	Spher	3.65	3.65	5.32	6.22	68.61	58.68	165.10	79.34
2010. 7. 7	Gauss	Gauss	3.21	1.69	3.75	1.88	85.60	89.89	179.20	160.21
2010. 7. 17	Gauss	Spher	2.98	2.64	3.41	3.42	87.39	77.19	164.40	149.58
2010. 7. 27	Spher	Gauss	3.58	3.35	7.06	3.67	50.71	91.28	148.30	75.85
2010. 8. 7	Spher	Gauss	1.08	1.93	1.58	2.79	68.35	69.18	78.65	121.54
2010. 8. 17	Gauss	Spher	5.41	1.53	7.57	2.06	71.47	74.27	98.58	154.36
2010. 8. 27	Gauss	Spher	7.10	2.74	8.01	3.41	88.64	80.35	141.41	164.28
2010. 9. 7	Gauss	Gauss	7.94	4.52	8.70	4.93	91.26	91.68	175.64	160.96
2010. 9. 17	Gauss	Gauss	5.01	7.36	5.54	8.39	90.43	87.72	169.36	176.37
2010. 9. 27	Gauss	Spher	2.65	5.54	2.79	6.11	94.76	90.67	175.72	169.56
2010. 10. 7	—	Gauss	—	5.28	—	5.96	—	88.59	—	171.74

注: Gauss: 高斯模型 Gaussian model; Spher: 球状模型 spherical model.

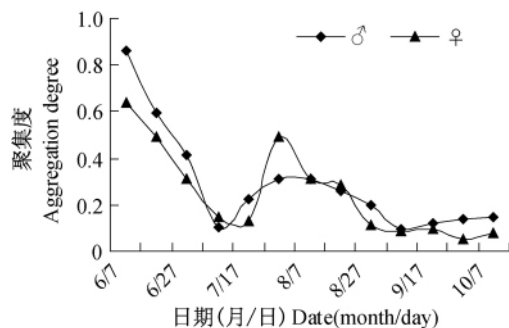


图2 红腹牧草蝗雌雄虫聚集度时序动态
Fig.2 Time-series dynamics of aggregation intensity of female and male of *Omocestus haemorrhoidalis*

表2 红腹牧草蝗雌雄虫实验半变异函数曲线的模糊贴适度

Table 2 Fuzzy neartude of the experimental semivariogram of female and male of <i>Omocestus haemorrhoidalis</i>													
	日期 (日 / 月) Date (day / month)												
	7 / 6	17 / 6	27 / 6	7 / 7	17 / 7	27 / 7	7 / 8	17 / 8	27 / 8	7 / 9	17 / 9	27 / 9	7 / 10
模糊贴近度													
Fuzzy neartude	0. 61	0. 69	0. 62	0. 67	0. 78	0. 71	0. 68	0. 66	0. 63	0. 59	0. 54	0. 52	0. 53

3 讨论与结论

由于蝗虫种类的差异以及栖息环境的空间变异性等因素,导致蝗虫的空间分布格局表现出多元复杂性和多样性的特征,蝗虫雌雄群体分布格局的时空异质性是认识其发生发育规律的理论基础(李磊等,2004;孙晓玲等,2006;孙涛等,2010)。针对不同种类和研究区域内蝗虫的空间分布格局的研究,学者得到了不同的研究结论。刘长仲和王刚(2003)认为高山草原狭翅雏蝗的空间分布格局在低龄蝗蛹期为聚集分布,高龄蝗蛹与成虫混合发生时期为聚集分布,成虫发生期从随机分布逐渐转变为聚集分布。也有研究结果得出小翅雏蝗在蛹期与成虫期均呈聚集分布(刘长仲等,2002)。本文通过对祁连山地红腹牧草蝗雌雄虫空间格局研究认为,在小尺度研究区域内红腹牧草蝗雌雄虫在整个生长过程中空间分布格局不变,均为聚集型分布,且二者空间依赖范围大致相同。蝗虫种群呈雌雄混合聚集分布的主要原因是一定的空间和时间中环境因子或自然资源的供应最适宜其生活,个体聚集在一起又保持相当距离,以维持彼此食物和环境资源的平衡(李磊等,2004)。

期二者半变异函数曲线的相似程度。从表2可见,红腹牧草蝗雌雄虫的半变异函数曲线的贴适度指数值均较高,在0.53~0.78之间,但在不同生长时期内贴适度指数不同。6月7日—6月27日3个时期分别为0.61、0.69和0.62。7月指数开始增大,范围为0.67~0.78,此月为模糊贴适度指数值最大的月份。8月初指数值出现第2次递减趋势,直至10月。综上分析说明红腹牧草蝗雌雄虫空间分布在不同时间内具有不同程度的重合性,二者间存在着明显的跟随关系,但在不同时间段内跟随强度不同。

红腹牧草蝗雌雄虫多度在生长过程中呈现“增加—减小—增加—减小”的消长变化规律,种群内部雌雄虫呈“扩散—聚集—扩散—聚集”的动态变化特征,但在7—8月之间雌虫多度消长幅度与种群扩散强度强于雄虫。红腹牧草蝗雌雄虫的这种多度与空间动态变化的规律与特征主要是研究区域内自然环境与蝗虫自身内部的生物学特性综合作用的结果。一方面,除天气气候以外,草地蝗虫发生种类和发生数量受植被状况、植被层次结构、食物资源和栖境等影响(孙涛等,2010)。在研究区域内,4月下旬植物萌动返青,7月份开花结实,8月中旬植物地上部分枯黄并停止生长。与植物群落的变化相适应,蝗虫在数量与空间分布上也随之发生了一系列的变化。另一方面,雌雄蝗虫在生殖过程中分工不同,雄性蝗虫在寻找配偶的过程中占据主动地位,而雌性蝗虫在生殖过程中主要负责产卵、产卵地的选择等(孙晓玲等,2006),蝗虫雌雄两性在生殖过程中行为差异,导致在生殖过程中雌雄虫空间动态变化不尽相同(陈永林,2007)。

红腹牧草蝗雌雄虫在生长过程中空间模糊贴适度指数均比较大,存在明显的跟随关系,但在不同时期内跟随强度不同。跟随关系在蝗蛹期相对

较弱,成虫期时达到最强,当种群进入衰退期后强度又开始逐渐减弱,这主要由蝗虫自身生物学特性所致。7月初是红腹牧草蝗由若虫向成虫发育的一个过渡时期(陈永林,2007),过渡期内高龄蝗蚴与成虫混合聚集在一起,雌雄个体逐渐发育成熟,种群内部的数量、结构以及格局等均发生明显的转变。7月前,大量处于低龄蚴期的红腹牧草蝗雌雄虫与其他种类蝗虫的蝗蚴(刘长仲等,2002;刘长仲和王刚,2003)空间分布相同,因个体食量需要少,活动能力弱,聚集分布在孵化场所附近的地表及植物上,空间依赖范围仅为 21.35 ~ 165.10 m,这与野外调查的结果是相吻合的,但此时因聚集信息素的作用,雌雄虫间的跟随关系存在且较弱;随着蝗蚴龄级的增长,雌雄虫跟随关系开始增强,当大量蝗蚴羽化为成虫后,雌雄虫个体已经完全发育成熟并开始扩散寻找配偶进入交尾盛期,种群空间依赖范围增大,此时种群内部雌雄个体间却是相互吸引,二者跟随关系达到最强;种群进入衰退期后,个体开始逐渐死亡,种群内部活动强度减弱,雌雄个体间吸引减小,种内雌雄跟随关系开始减弱。

参考文献(References)

- Greig-Smith P, 1983. Quantitative Plant Ecology. London: Blackwell Scientific Publications. 53—57.
- Sergeev MG, 1992. Distribution patterns of Orthoptera in north and central Asia. *J. Orth. Res.*, 1:14—24.
- Taylor LR, 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 29(1):321—357.
- Wachter DH, O'Neill KM, Kemp WP, 1998. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities on an elevational gradient in southwestern Montana. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 71(1):35—43.
- 毕守东, 邹运鼎, 耿继光, 王公明, 陈高潮, 孟庆雷, 2000. 棉蚜与龟纹瓢虫空间格局的地统计学研究. 应用生态学报, 11(3):421—424.
- 陈永林, 2007. 中国主要蝗虫及蝗灾的生态学治理. 北京: 科学出版社. 165—181.
- 郭中伟, 李鸿昌, 2002. 关于蝗虫多样性与草原生态系统可持续发展的若干科学问题. 昆虫知识, 39(6):401—405.
- 李磊, 邹运鼎, 毕守东, 高彩球, 丁程成, 孟庆雷, 李昌根, 周夏芝, 2004. 棉蚜和草间小黑蛛种群空间格局的地统计学研究. 应用生态学报, 5(6):1043—1046.
- 刘长仲, 王刚, 2003. 高山草原狭翅雏蝗的生物学特性及种群空间分布. 应用生态学报, 14(10):1729—1731.
- 刘长仲, 王刚, 王万雄, 2002. 小翅雏蝗种群动态的研究. 兰州大学学报(自然科学版), 38(4):105—108.
- 鲁挺, 2001. 高山草地蝗虫群落组成研究. 草业学报, 10(3):60—64.
- 孙涛, 龙瑞军、刘志云, 2010. 祁连山北麓四种天然草地蝗虫物种多样性比较研究. 昆虫学报, 53(6):702—707.
- 孙晓玲, 任炳忠, 高长启, 2006. 中国长白山北坡蝗虫生态适应特性的研究. 东北师大学报(自然科学版), 38(1):95—99.
- 孙晓玲, 任炳忠, 高长启, 2006. 中国长白山北坡蝗虫生态适应特性的研究. 东北师大学报(自然科学版), 38(1):95—99.
- 王玉玲, 方国飞, 汪礼鹏, 曹传旺, 刘小林, 丁玉洲, 2004. 栗角斑蚜与红点瓢虫种群空间格局与地统计分析. 安徽农业大学学报, 31(3):330—334.
- 颜忠诚, 陈永林, 1997. 内蒙古西林河流域不同生境中蝗虫种类组成的分析. 昆虫学报, 40(3):271—275.
- 颜忠诚, 陈永林, 1998. 草原蝗虫形态特征与扩散能力之间关系的探讨. 生态学报, 18(2):171—175.
- 杨洪升, 季荣, 熊玲, 原惠, 2007. 气象因子对北疆地区蝗虫发生的影响. 昆虫知识, 44(4):517—520.
- 张金屯, 1995. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社. 256—257.
- 赵成章, 周伟, 王科明, 董小刚, 2009. 黑河中上游草原蝗虫生态分布与生境的关系. 兰州大学学报(自然科学版), 45(4):42—47.
- 邹运鼎, 1997. 害虫管理中的天敌评价理论与应用. 北京: 中国林业出版社. 9—10.