

南极菲尔德斯半岛潮间带南极帽贝的种群生态学——空间分布图式*

蒋南青 沈 静 徐汝梅

(北京师范大学生命科学院 北京 100875)

黄凤鹏 吴宝铃

(国家海洋局第一海洋研究所 青岛 266003)

提要 1994 年 12 月—1995 年 3 月在南极菲尔德斯半岛潮间带进行了定点南极帽贝种群空间分布的调查研究。结果表明,无论所在底质、样方大小如何,所有调查种群均呈聚集分布。对 6 个小尺度样方样本进行种群水平下空间结构分析得知:分布的基本成分是疏松的个体群(colony),个体群的分布是聚集的且可能是由环境异质性所引起的;个体在个体群内的分布是随机的。帽贝在岩石滩的个体群较大(面积为 $0.04-0.16\text{m}^2$),在卵石滩较小($0.01-0.04\text{m}^2$),在垂直岩面亦较小(0.01m^2)。随时间变化(1994 年 12 月—1995 年 3 月),帽贝的聚集度(m^*)随种群密度的下降而有所降低。在排除密度因子以后,聚集指标 m^*/m 的数值大多稳定在 3.61—4.77 之间。

关键词 南极帽贝 空间分布图式 个体群

学科分类号 Q145

种群生态学的核心内容是研究种群数量的时空动态及其调控机理(徐汝梅, 1990)。种群空间分布图式、空间分布的时序变化、与种群密度的相互作用及其调控机制的研究越来越受到人们的重视。种群的空间图式是指某一种群的个体在其生存空间的分布形式(徐汝梅, 1987),是种群的重要属性之一,由物种的生物学特性和生境条件(如环境的异质性)所决定。空间图式的研究可以揭示种群的空间结构以及种群下结构的状况,如种群之中分布的基本成分是单个的个体还是个体群(colony);其大小、分布形式如何;以及在个体群之内,个体又是如何分布的。另一方面,它又是抽样技术的理论基础和依据,因而也是实验生态学和野外生态学研究的技术基础之一。南极生态系统是一个尚未被人类严重干扰、可以反映自然规律的理想研究领地。南极帽贝(*Nacella concinna*)作为南极菲尔德斯半岛潮间带生态系统食物网的关键种,对食物资源如大型藻类和捕食者都具有影响,但还未有对其空间分布的详尽研究。本研究目的在于揭示帽贝种群的空间格局及其与种群数量变化之间的关系,为进一步研究种群时空动态、种间关系打下基础。

* 国家“八五”南极攻关资助项目, 85-905-02 号。蒋南青, 女, 出生于 1969 年 1 月, 博士, E-mail: jiangnq@yahoo.com

收稿日期: 1998-01-13, 收修改稿日期: 1999-01-26

1 材料与方法

1.1 采样方法

南极菲尔德斯半岛的潮间带生态系统按照底质和坡度划分为卵石滩、岩石滩和垂直岩面。采样地点位于南极长城站, 见黄凤鹏等(1999)。数据分为大样方($1 \times 1\text{m}^2$)和小样方($0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 或 $0.2 \times 0.2\text{m}^2$)两组。S1a、S1b 和 S1c 代表卵石滩的大样方组。小样方组定义为 S01a 和 S01b, 单位为 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$; S02 的单位为 $0.2 \times 0.2\text{m}^2$ 。R1a、R1b 和 R1c 则代表岩石滩的大样方组。R01a 和 R01b 代表岩石滩的小样方组, 采样单位为 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 。垂直岩面有一组数据为 VR01, 单位为 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 。另外, 在卵石滩和岩石滩, 作者把帽贝分布的区域划分为网格单位为 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 的一个 16×16 的矩阵来调查小采样单位的空间分布, 总面积为 2.56m^2 。记录了每个网格中的帽贝数。

1.2 理论分布型的拟合

以实测频次分布与一定概率型的理论频次进行 χ^2 测定, 以确定南极帽贝种群的空间分布型。以波松、奈曼 A 型、负二项分布等(徐汝梅, 1987)三种理论分布型进行检验。

1.2.1 波松(Poisson)分布的概率公式

$$P\{\xi = r\} = \frac{m^r}{r!} e^{-m}$$

其中, P 为理论概率, m 为种群均数, 以 x 估值。 $r = 0, 1, 2, \dots$ 。

计算时, 用递推公式: $NP_r = \frac{m}{r} NP_{r-1}$, N 为样方数。

1.2.2 奈曼(Neyman) A 型分布

奈曼 A 型的理论公式为: $NP_0 = Ne^{-m_1(1-e^{-m_2})}$, $NP_{r+1} = N \frac{m_1}{r+1} \sum_{k=0}^r F_k P_{r-k}$, 其中,

$$m_1 = \frac{x}{V-x}; m_2 = \frac{V}{x} - 1。$$

1.2.3 负二项分布

理论表达式为 $N(q-p)^{-k}$, 其中, $P = \frac{V}{x} - 1$; $k = \frac{x}{p}$; $q = 1+p$ 。设 $R = p/q$, 展开后, $NP_r = \frac{k+r-1}{r} RNP_{r-1}$ 。

在拟合过程中, 为避免尾项过长无理地扩大 χ^2 值, 故凡是理论频次低于 5 者合并, 使之约等于 5。

1.3 Lloyd(1967)的方法

设 m^* 为平均拥挤度指标, 则, $m^* = \frac{\sum_{j=1}^Q x_j(x_j-1)}{\sum_{j=1}^Q x_j}$, 其中, Q 为样方数, x_j 为第 j

个样方中的个体数。

Lloyd 又定义平均拥挤度(m^*)与种群平均密度(m)的比值为聚集度指标 m^*/m 。若 $m^*/m = 1$ 为随机分布; $m^*/m < 1$ 为均匀分布; $m^*/m > 1$ 为聚集分布。

1.4 Iwao(1968, 1972)的 $m^* - m$ 回归法

Iwao 认为 m^* 与 m 的关系一般可用下面的简单线性回归方程来描述: $m^* = \alpha + \beta m$

α 显示了分布的基本成分, 即 m 趋近于 0 时, 一个个体可以期望和 α 个其它个体生活于同一样方内。 $\alpha = 0$ 时, 分布的基本成分是单一的个体; $\alpha > 0$ 时, 个体间相互吸引, 有个体群的存在; $\alpha < 0$ 时, 个体间相互排斥。 β 表示基本成分的分布图式, $\beta = 1$ 、 > 1 和 < 1 分别代表基本成分的随机、聚集和均匀分布。

1.5 徐汝梅等(1984)的 Iwao 改进模型

实测的 $m^* - m$ 关系, 往往不呈线形关系。徐汝梅等(1984)将 β 做为种群密度的函数来处理:

$$\beta = \varphi(m) = \beta' + \gamma m$$

$$m^* = \alpha' + \beta' m + \gamma m^2$$

其中, α' 代表每个基本成分中个体数的分布的平均拥挤度; β' 是指在低密度下基本成分的分布的相对聚集度; γ 为基本成分分布的相对聚集度随种群密度而变化的速率。

1.6 种群下空间结构特征的测定

按 Iwao(1972)方法, 改变样方大小, 分别标出 $m^* - m$ 的关系, 标出 ρ 值及 m^* / m 值随样方大小(U_i)而变化的图形。其中: $\rho_i = \frac{m_i^* - m_{i-1}^*}{m_i - m_{i-1}}$, 式中, i 为样方由小到大的序列号。当 $\rho_i = 1$ 时, 样方间不存在空间关系; $\rho_i > 1$ 时, 样方间存在正相关的空间关系; $\rho_i < 1$ 时, 样方间存在负相关的空间关系。

2 结果与讨论

2.1 空间分布型及聚集度的测定

各样本数据(共 12 组)拟合理论分布型的结果, 以及各样本的抽样样方大小、平均密度、平均拥挤度、聚集度指标见表 1。

表 1 菲尔德斯半岛潮间带南极帽贝的空间分布型及聚集指标测定结果

Tab. 1 Results of spatial distribution patterns and m^* / m of *Nacella concinna* in the intertidal zone of the Fildes Peninsula

| 样本编号 | 样方大小 (m^2) | N (个) | ΣX (个) | X | m^* | m^* / m | 波松 | 奈曼 A | 负二项 | 采集日期 (年. 月. 日) |
|------|----------------|---------|----------------|-------|-------|-----------|----|------|-----|----------------|
| S1a | 1 × 1 | 123 | 577 | 4.69 | 20.48 | 4.36 | × | × | × | 94.12.17 |
| S1b | 1 × 1 | 137 | 649 | 4.74 | 19.64 | 4.14 | × | × | × | 95.01.30 |
| S1c | 1 × 1 | 111 | 129 | 1.16 | 12.53 | 10.78 | × | × | × | 95.03.01 |
| R1a | 1 × 1 | 46 | 657 | 14.28 | 68.09 | 4.77 | × | × | × | 95.01.01 |
| R1b | 1 × 1 | 46 | 475 | 10.33 | 37.27 | 3.61 | × | × | × | 95.02.01 |
| R1c | 1 × 1 | 46 | 342 | 7.43 | 30.77 | 4.16 | × | × | × | 95.03.02 |
| S02 | 0.2 × 0.2 | 256 | 320 | 1.25 | 4.03 | 3.22 | × | × | ✓ | 94.12.18 |
| S01a | 0.1 × 0.1 | 256 | 105 | 0.41 | 1.33 | 3.25 | × | ✓ | ✓ | 94.12.31 |
| S01b | 0.1 × 0.1 | 256 | 51 | 0.20 | 0.51 | 2.56 | × | ✓ | ✓ | 95.01.30 |
| R01a | 0.1 × 0.1 | 256 | 224 | 0.88 | 4.66 | 5.33 | × | × | ✓ | 95.01.01 |
| R01b | 0.1 × 0.1 | 256 | 105 | 0.41 | 1.79 | 4.37 | × | × | ✓ | 95.02.01 |
| VR01 | 0.1 × 0.1 | 256 | 46 | 0.18 | 1.87 | 10.38 | × | ✓ | ✓ | 95.01.03 |

注: N 为总样方数; X 为个体数

从表 1 可看出, 潮间带的帽贝种群, 无论所在底质、样方大小(1 × 1m² 或 0.1 ×

0.1m^2)、密度或取样时间如何,均为聚集分布($m^*/m > 1$)。大多样本的 m^*/m 值为 3—4,变化不太大。其中,仅两个样本的 m^*/m 值 > 10 。这两个样本都是分别在潮间带该类底质中密度最低、相对较多帽贝集中于少数样方中而导致的。小样方样本($0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 或 $0.2 \times 0.2\text{m}^2$)均符合负二项分布,其中有 3 个样方亦符合奈曼 A 型分布。6 个大样方样本($1 \times 1\text{m}^2$)不符合任何分布型。

2.2 $m^* - m$ 关系

按 Iwao(1972)的方法进行线性回归的拟合。

2.2.1 大样方样本数据

对 6 个大样方数据进行线性回归的拟合:

$$m^* = 2.164 + 4.123m \quad (r = 0.9628, p < 0.01) \quad (1)$$

按徐汝梅等(1984)的改进 Iwao 模型拟合,

$$m^* = 12.9965 + 0.1771m + 0.2508m^2 \quad (F = 98.7943, p < 0.01) \quad (2)$$

两个公式均可极显著地拟合 $m^* - m$ 关系。

设相对误差为 $BIAS$, $BIAS = \sum_{i=1}^n \frac{(m^* l_i - m_i^*)}{n}$, 其中, $m^* l_i$ 为按以上公式(1)或(2)拟合的 m^* 值; m_i^* 为实测值。对于 Iwao(1972)模型及改进模型, $BIAS$ 值分别为 16.053 及 4.911,说明改进的模型拟合度更好。

2.2.2 小样方样本数据

对 5 个 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 的小样方进行线性回归拟合:

$$m^* = -0.0525 + 5.0108m \quad (r = 0.9022, p < 0.05) \quad (3)$$

按徐汝梅等(1984)的改进方法拟合:

$$m^* = 1.5946 - 3.4117m + 7.8471m^2 \quad (F = 8.5488, p > 0.05) \quad (4)$$

由于数据比较符合线性关系,只有式(3)有统计意义。但经参数检验, $\alpha < 0$, $\beta > 1$,均不显著。

由以上结果,可以得到以下初步结论:

(1) 当以 $1 \times 1\text{m}^2$ 为样本单位时,关系更趋于非线性关系;

(2) 当以小样本($0.1 \times 0.1\text{m}^2$)为抽样单位时, $m^* - m$ 更趋于线性关系;

(3) 由于各组数据均不甚多(大样方 $n = 6$, 小样方 $n = 5$),且包含由于底质不同而具有的空间差异,导致对种群下结构的分析有一定的局限性。因而,今后有必要分别按底质的不同,更详细地探讨不同条件下的 $m^* - m$ 关系;

(4) 从实测经验分析,帽贝具有较小的个体群,以 $0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 样方分析种群下空间结构为宜;

(5) 做种群时空动态的调查时则以采用较大样方为宜。在分析空间图式时,以应用改进的 Iwao 模型为宜。

2.3 种群下空间结构的测定

按 Iwao(1972)的方法,对 6 个小样方样本($0.1 \times 0.1\text{m}^2$ 及 $0.2 \times 0.2\text{m}^2$ 为样本单位)进行分析。每个样本由 $16 \times 16 (= 256)$ 个小样方组成。合并时,按样方大小 $U_i = 1, 4 (2 \times 2), 16 (4 \times 4), 64 (8 \times 8), 256 (16 \times 16)$ 合并小样方,计算 U_i 不同时的 $m, m^*, m^*/m$

和 ρ 值, 分析 $m^*/m - U_i$, 及 $\rho - U_i$ 关系(表 2)。

表 2 m^* 、 m 及 ρ 值随样方大小改变后的结果

Tab. 2 Results of m^* , m and ρ value as U_i changed

| 采样编号 | m^* 、 m 、 ρ 值 | $U_i = 1$ | $U_i = 4$ | $U_i = 16$ | $U_i = 64$ |
|------|------------------------|-----------|-----------|------------|------------|
| S01a | m | 0.41 | 1.64 | 6.56 | 26.25 |
| | m^* | 1.33 | 3.39 | 12.42 | 36.91 |
| | ρ | 3.25 | 1.67 | 1.83 | 1.24 |
| S01b | m | 0.20 | 0.80 | 3.19 | 12.75 |
| | m^* | 0.51 | 1.14 | 4.55 | 13.80 |
| | ρ | 2.56 | 1.05 | 1.43 | 0.97 |
| R01a | m | 0.88 | 3.50 | 14.00 | 56.00 |
| | m^* | 4.66 | 12.98 | 29.42 | 90.80 |
| | ρ | 5.32 | 3.71 | 2.10 | 1.62 |
| R01b | m | 0.41 | 1.64 | 6.56 | 26.25 |
| | m^* | 1.79 | 5.71 | 15.14 | 34.84 |
| | ρ | 4.36 | 3.19 | 1.91 | 1.00 |
| S02 | m | 1.25 | 5.00 | 20.00 | 80.00 |
| | m^* | 4.02 | 9.09 | 26.11 | 87.34 |
| | ρ | 3.22 | 1.35 | 1.13 | 1.02 |
| VR01 | m | 0.18 | 0.72 | 2.87 | 11.50 |
| | m^* | 1.87 | 4.26 | 12.26 | 31.78 |
| | ρ | 10.40 | 4.44 | 3.71 | 2.26 |

2.3.1 6 个小样本的 $m^* - m$ 关系均呈非线性, 说明分布的基本成分是疏松的个体群 (Iwao, 1972), 但样本间非线性的程度是不同的。

2.3.2 从 m^* 对 m 的上升斜率来看, 大多例证中随 m 上升时, m^* 有更大的增值, 参照小样方的 ρ 值不等于 0, 可说明基本成分(疏松个体群)的分布是聚集的; 个体在个体群内的分布是随机的。

2.3.3 个体群的大小, 在本研究的 6 个例子中是不同的。按照 Iwao(1972), 随机或聚集的疏松个体群, 当样方大小在改变时, 若样方小于个体群面积, $\rho > 1$; 当样方大于个体群所占面积时, ρ 值降低, 而后按个体群的分布图式维持其数值。样本 R01a 中, 个体群的大小约为 0.04m^2 , R01b 为 0.16m^2 , S01a 为 0.04m^2 , S01b 为 0.01m^2 , S02 为 0.04m^2 , VR01 为 0.01m^2 。初步判断: 岩石滩潮间带中的帽贝形成较大的个体群($0.04 - 0.16\text{m}^2$), 卵石滩的帽贝个体群较小($0.01 - 0.04\text{m}^2$); 垂直岩面的帽贝个体群亦较小(0.01m^2)。后者因只有一个样本, 尚需做更多的调查及分析。

2.3.4 以单个的种群来分析种群下空间结构有时不能代表物种的特征。作为补充, 可以按样方的不同大小作系列 $m^* - m$ 分析并求出相应的 α 、 β 、 ρ 值(图 1)。

若分布的基本成分是单个的个体或致密的个体群, α 值不随样方大小而改变, 从图 1 中可见, α 值随样方大小而变化, 分布的基本成分为疏松的个体群, 与前面的结论一致。 β 值的变化与 ρ 值的变化相似, 说明基本成分的分布可能是由环境异质性所引起的。

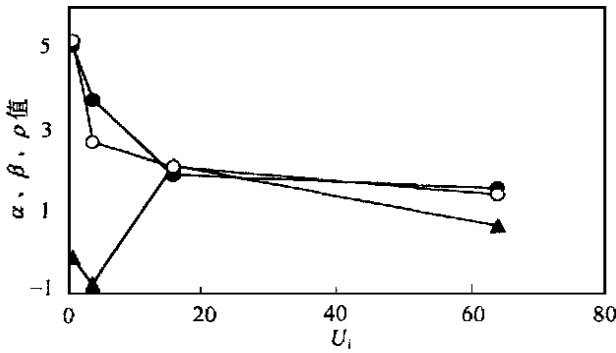


图1 改变样方大小(U_i)时的 α 、 β 、 ρ 值

Fig. 1 α 、 β 、 ρ value as U_i changed

▲ α 值; ● β 值; ◻ ρ 值

2.4 聚集度与种群密度的关系

从表1可以看到,按大样方样本数据,随着季节变化无论是岩石滩(R1a、R1b、R1c)或卵石滩(S1a、S1b、S1c)的帽贝种群密度均有所降低。相伴随地,平均拥挤度(以 m^* 表示)也有所下降。但排除密度因素后,聚集度指标的值除S1c外,大致稳定(3.61—4.77)。S1c的密度值最低。如前所述,这是由于突然减少了的这些帽贝仍集中于少数一些样方之中(如S1c中有两个样方有19个帽贝),形成较大反差而导致的。

3 结语

关于南极帽贝空间分布型或空间分析的研究至今未见报道。由于在南极这一特殊地区的时间限制及野外工作条件的制约,此研究有待进一步深入。今后一方面应通过定点常年观测揭示其空间格局的动态规律;另一方面应深入研究造成特定分布格局的机理,如季节性的迁移和食物的分布(Brethes *et al.*, 1994),或其它因素如潮汐、环境因子等(Sasaki *et al.*, 1994; Niu *et al.*, 1994)。

参 考 文 献

- 徐汝梅, 1987. 昆虫种群生态学. 北京: 北京师范大学出版社, 409
- 徐汝梅, 1990. 种群数量的时空动态——对温室白粉虱的系统探讨. 北京: 北京师范大学出版社, 337
- 徐汝梅, 刘来福, 丁岩钦, 1984. 改进的模型. 生态学报, 4(2): 1—8
- 黄凤鹏, 吴宝铃, 徐汝梅等, 1999. 南极菲尔德斯半岛潮间带南极帽贝的种群生态学研究——夏季种群数量变化和垂直分布. 海洋与湖沼, 30(6): 616—623
- Brethes J C, Ferreyra G, De La Vegas, 1994. Distribution, growth and reproduction of the limpet *Naella* (Patinigera) *concinna* (Strebel 1908) in relation to potential food availability, in Esperanza Bay (Antarctic Peninsula). Polar Biol, 14(3): 161—170
- Iwao S, 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res Popul Ecol, 10(1): 1—20
- Iwao S, 1972. Application of the $m^* - m$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res Popul Ecol, 14(1): 97—128
- Lloyd M, 1967. Mean Crowding. J Anim Ecol, 36: 1—30
- Niu C J, Nakao S, Goshima S, 1994. Spatial and temporal distribution of the limpet *Collisella heroldi* population in an intertidal rocky shore in southern Hokkaido. Bull Fac Fish Hokkaido Univ, 45(3): 81—86
- Sasaki T, Okutani T, 1994. Description of a new lottiid limpet, *Nipponacmea habei*, with special reference to morphology and distribution of the two infraspecific populations. Venus Jap J Mal, 53(1): 1—20

STUDIES ON POPULATION ECOLOGY OF THE LIMPET *NACELLA CONCINNA* IN THE INTERTIDAL ZONE OF FILDES PENINSULA, ANTARCTIC—SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS

JIANG Nan- qing, SHEN Jing, XU Ru- mei

(School of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing, 100875)

HUANG Feng- peng, WU Bao- ling

(First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao, 266003)

Abstract From December 1994 to March 1995, spatial distribution patterns of the limpet population, *Nacella concinna* were investigated in the intertidal zone of Fildes Peninsula, Antarctic. The intertidal ecosystem was classified into pebble, rocky and vertical rocky shores according to their substrates and slopes. The data were classified into large and small sample size sets, for pebble shore and rocky shore. We recorded the limpet number in each grid. In order to identify the spatial distribution of the limpet population, we compared the observed frequency distribution with the theoretical by probable frequency by using Poisson, Neyman A and Negative Binomial Distributions. During the experiment, limpet population, regardless to its sample size and substrates, all showed an aggregated distribution pattern. All samples of small size ($0.1 \times 0.1 \text{m}^2$ or $0.2 \times 0.2 \text{m}^2$) fitted to the Negative Binomial Distribution. Samples of large size ($1 \times 1 \text{m}^2$) fitted well to Iwao's model. However, the improved Iwao's model could fit better ($m^* = 12.9965 + 0.1771m + 0.2508m^2$). Samples of small size fitted to Iwao's model ($m^* = -0.0525 + 5.0108m$), but $\alpha < 0$, and $\beta > 1$ was not statistically significant. The populations were comprised of loose colonies. The distribution of the colonies showed an aggregated pattern, and individuals within the colonies distributed randomly. On rocky substrates, colony sizes were relatively big (0.04 to 0.16m^2), but smaller on pebble (0.01 to 0.04m^2) and vertical rock (0.01m^2) substrates. During the austral season, index of mean crowding (m^*) decreased with the population density. Excluding the density effect, m^*/m is generally stabilized between 3.61 and 4.77.

Key words Antarctic limpets Spatial distribution patterns Colony

Subject classification number Q145