

# 稻田节肢动物群落的营养联系

尤民生 (福建农学院, 福州 350002)

庞雄飞 (华南农业大学, 广州 510642)

**【摘要】** 根据田间调查和室内饲养观察的资料,研究了稻田节肢动物群落的营养结构及类型.在稻田生态系统中,物种之间由于取食与被取食、寄生与被寄生、捕食与被捕食的营养联系,形成了复杂的食物链和食物网.依据物种在食物网中的位置和功能,可将福州市郊区稻田节肢动物群落的营养结构分为3种类型:1)食物网中尚未发现有重寄生环节;2)食物网中有重寄生环节;3)食物网中有兼寄生环节.为了探讨定量研究生物群落营养联系的可能性,本文运用图论的知识把食物网的结构描述为标向图、集合或邻接矩阵,同时用图论的运算法则解决了各种类型的食物网的合并问题,为研究复杂群落的营养关系提供了一种新方法.

**关键词** 营养联系 食物网 图论 节肢动物群落 稻田

**Trophic relations of arthropod community in paddy fields.** You Minsheng (Fujian Agricultural College, Fuzhou 350002), Pang Xiongfei (South China Agricultural University, Guangzhou 510642). — Chin. J. Appl. Ecol., 1993, 4(3): 278—282.

This paper deals with the trophic structure and its types of arthropod community in paddy fields based on outdoor surveys and indoor experiments. In paddy field ecosystem, complex food chains and food webs may be formed because of the interspecific relations of feeding, parasitism and predation. According to the living patterns of parasitic species in food webs, the trophic structures of arthropod community in paddy fields of Fuzhou suburbs can be divided into three types: 1) no link of epiparasitism in food webs; 2) some links of epiparasitism in food webs; and 3) some links of double parasitism in food webs. By using the knowledge and operation rules of graph theory, a food web can not only be described as a signed directed graph (SDG), a set, or an adjacent matrix, but also be combined with others. The method has been proved valuable in the studies of trophic relations of a complex community.

**Key words** Trophic relation, Food web, Graph theory, Arthropod community, Paddy field.

## 1 引言

稻田节肢动物是稻田生态系统中的重要组成部分.稻田节肢动物群落的研究是探讨水稻害虫的发生发展,进行害虫种群数量预测及优化控制的基础工作之一.

群落的营养联系反映了自然界各种生物之间相互依存、相互作用的属性,是研究生物群落的重要内容<sup>[5,6]</sup>.关于稻田生物群落营养联系的研究,近年来已经有一些报道<sup>[3,4]</sup>,但由于我国稻区辽阔,各地的地理位置、气候条件、耕作制度差异很大,稻田生物群落的组成和结构不同,因此,立足本地开展一些基础研究工作,探讨生

物群落对害虫种群数量的反馈调节及自然控制效能,可为因地制宜地进行害虫综合治理提供理论依据.

## 2 材料与方法

### 2.1 田间系统调查

田间系统调查于1983—1984年及1986年在福州市郊区稻田进行.共选定宦溪、金山、科贡3个调查点,按双季早稻、常规中稻、双季晚稻3种类型田,每8—10天调查一次,分别采用网捕和手捕的方法,采集各种节肢动物,带回室内检别,记录各物种在不同稻田及不同水稻生育期的发生情况.

### 2.2 室内饲养观察

分期分批地从田间采回不同虫态的植食性昆虫,于室内单独饲养或集群饲养,观察寄生性天敌的寄生

情况,出蜂后鉴定种类,分别计算寄生率.同时把捕食性天敌与各种猎物分管饲养或笼罩饲养,观察记载其食性范围和捕食量,为分析群落的食物联系提供依据.

### 3 结果与分析

#### 3.1 群落的食物链与食物网

在稻田节肢动物群落中,害虫取食水稻,天敌寄生或捕食害虫,一些天敌还可能受制于其它种类的天敌,这样,彼此之间由于取食与被取食的联系,就形成了群落的食物链,例如,稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)和稻苞虫(*Parnara* spp.)都是取食水稻的害虫,它们在田间分别受到卷叶螟绒茧蜂(*Apanteles cypris*)和弄蝶绒茧蜂(*A. baoris*)的寄生,同时,这两种寄生蜂又可能遭到其它天敌的重寄生或捕食(图1).

水稻→稻苞虫→弄蝶绒茧蜂→绒茧金小蜂  
水稻→稻纵卷叶螟→卷叶螟绒茧蜂→粘虫广肩小蜂

图1 稻田节肢动物群落食物链示例

Fig. 1 An example of food chain of arthropod community in paddy fields.

在稻田生态系统中,实际上并不存在一种单纯的食物链.由于水稻的害虫种类很多,每一种害虫又有多种天敌,一些具有重寄生特性的蜂类或捕食性天敌既可以是害虫的天敌,也可以是天敌的天敌,因此可以形成很多食物链.不同的食物链或者通过水稻联系起来,或者通过共同的天敌联系起来,形成一种交错联系的网状结构,即食物网.如图1所示的两条食物链在稻田可以形成下列的食物网(图2).

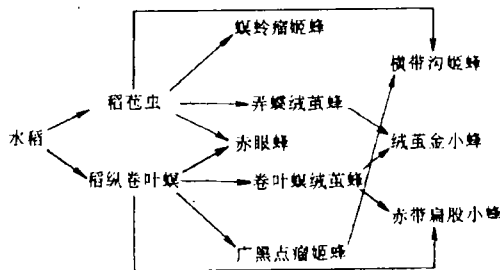


图2 稻田节肢动物群落的部分食物网

Fig. 2 A part of food webs of arthropod community in paddy fields.

稻田节肢动物群落的食物网并不是静止不变的,而是在不断运动发展.例如在福州市宦溪

乡的山区稻田,早稻前期的主要害虫是负泥虫(*Oulema oryza*),相应的天敌有负泥虫缨小蜂(*Anaphesnipponicus*)、负泥虫沟姬蜂(*Bathytrix kuwanae*)、负泥虫金小蜂(*Trichomalopsis shirakii*).到了早稻后期,田间的主要害虫是稻纵卷叶螟,相应的天敌有稻螟赤眼蜂(*Trichogramma japonicum*)、卷叶螟绒茧蜂、赤带扁股小蜂(*Elasmus* sp.)等.显而易见,这两个时期群落的食物联系及其所形成的食物链和食物网是不一样的.这种情况在晚季或其它类型田也照样存在,反映了稻田节肢动物群落的营养联系随季节而变化的动态规律.

#### 3.2 群落营养结构的类型

不同种类的稻田节肢动物在生长发育过程中的营养要求不同,经过长期的进化和发展,各自产生了对食物的选择和适应,形成不同的食性类型.食性的多样化影响了群落营养结构的复杂化.根据田间调查和室内饲养观察的结果,依照每个物种(类)在食物网中的地位 and 作用,可将福州市郊区稻田节肢动物群落的营养结构分为3个类型(图3): (1)在营养联系中尚未发现有重寄生的现象,食物网的环节包括水稻、植食性昆虫、原寄生昆虫、捕食性昆虫或其它动物.该类型根据寄生昆虫与寄主之间的相互关系可有3种情况:a.一种植食性昆虫仅被一种原寄生昆虫寄生,如稻绿蝽(*Nezara viridula*)、稻针缘蝽(*Cletus punctiger*),仅在卵期有一种稻蝽黑卵蜂(*Trissolcus* sp.)寄生;b.一种植食性昆虫可以被多种寄生昆虫寄生,如卷叶螟黄脸姬蜂(*Chorinaeus facialis*)、趋稻厚唇姬蜂(*Phaeogenes* sp.)、卷叶螟白星姬蜂(*Vulgichneumon diminutus*)都可以在稻纵卷叶螟的蛹内营单寄生生活;c.一种原寄生昆虫可以寄生于多种植食性昆虫,如赤眼蜂(*Trichogramma* spp.)、缨小蜂(*Anagrus* spp.)都属于这种情况. (2)在营养联系中存在重寄生现象,食物网的环节由水稻、植食性昆虫、原寄生昆虫、重寄生昆虫、捕食性昆虫或动物组成.根据寄生昆虫与其寄主之间的相互关系,也可以把这种类型分为3种情况:a.一种原寄生昆虫只被一种天

敌重寄生,如黑腹螯蜂(*Haplogonatopus atratus*)、稻虱红螯蜂(*H. japonicus*)仅发现被绒茧金小蜂(*Trichomalopsis apantelotenus*)寄生;b. 一种原寄生昆虫可以被多种天敌寄生,如卷叶螟绒茧蜂可以被粘虫广肩小蜂(*Eurytoma verticillata*)、绒茧金小蜂、菲岛黑蜂(*Ceraphron manilae*)等寄生;c. 一种重寄生昆虫能够寄生于多种原寄生昆虫,如绒茧金小蜂除了寄生于卷叶螟绒茧蜂外,还能寄生于螟蛉绒茧蜂(*A. ruficrus*)、螟蛉悬茧姬蜂(*Chrops bicolor*)。(3) 在营养联系中存在兼寄生的现象,食物网的环节包括水稻、植食性昆虫、原寄生昆虫、兼寄生昆虫、捕食性昆虫或动物。兼寄生昆虫具有原寄生和重寄生两种特性,它们在某些食物链中取食植食性昆虫,而在另一食物链中又以其它寄生蜂为寄主。根据兼寄生昆虫与寄主之间的相互关系,同样可把这个类型分为 3 种情况:a. 一种兼寄生昆虫仅寄生于一种植食性昆虫或原寄生昆虫,如赤带扁股小蜂或者寄生于卷叶螟的幼虫,或者寄生于卷叶螟绒茧蜂;b. 一种兼寄生昆虫可寄生于多种原寄生昆虫,如无脊大腿小蜂(*Brachymeria exocarinata*)在稻田可以寄生于螟蛉内茧蜂(*Rogas narangae*)、卷叶螟绒茧蜂,又可以寄生于稻纵卷叶螟;c. 一种兼寄生昆虫可以寄生于多种植食性昆虫,如横带沟姬蜂(*Goryphus basilaris*)在稻田的寄主有二化螟

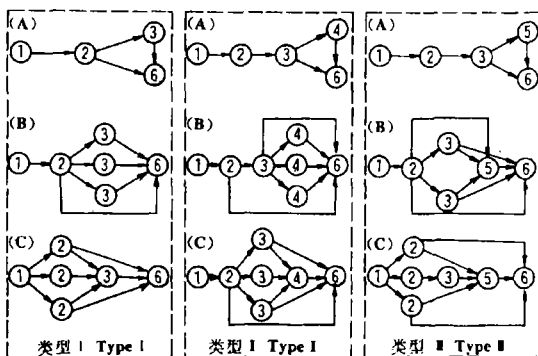


图 3 稻田节肢动物群落营养结构的类型

Fig. 3 Types of trophic structure of arthropod community in paddy fields.

1. 水稻 Rice, 2. 植食性昆虫 Phytophagous insect, 3. 原寄生昆虫 Primary parasite, 4. 重寄生昆虫 Epiparasite, 5. 兼寄生昆虫 Double parasite, 6. 捕食者 Predator.

(*Chilosuppa ressalis*)、稻螟蛉(*Naranga aeneascens*)、稻苞虫等,以及作为重寄生蜂寄生于广黑点瘤姬蜂(*Xanthopimpla punctata*)。

### 3.3 群落营养联系的“图”解

在稻田生态系统中,由于物种数目很多,物种之间的关系包括取食、寄生、捕食等多种作用方式,因此,实际群落的食物网是庞大复杂的。为了把不同类型食物网用具有某些特性的图形表达出来,本文试用图论的一些基本知识来分析群落的营养联系。

这里用图论中的顶表示食物链或食物网中的环节,用边表示环节之间的相互联系,并在每一条边的两端标明物种之间的作用方式(0, + 或 -; 0 表示没有意义的相互影响, + 表示对物种增长有利, - 表示对物种增长不利),据此可将图 2 的食物链表示为图 4 的形式。

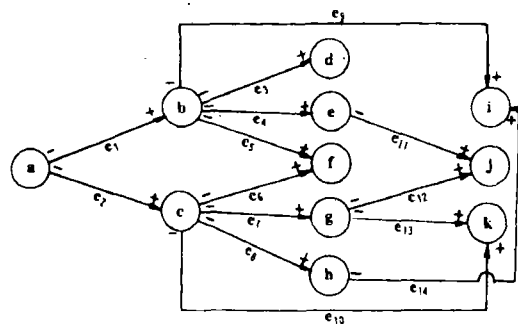


图 4 食物网的标向图

Fig. 4 Signed directed graph of a food web.

Svirezhev 等<sup>[7]</sup>把这种图叫做标向图(signed directed graph, 简称 SDG)。图中的箭头表示物质和能量的流向。象这样一个图,也可用一组集合来描述,即

$$G = (V, E)$$

$$V = (a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k)$$

$$E = (e_1, e_2, \dots, e_{14})$$

其中,  $e_1 = (a, b)$ ,  $e_2 = (a, c)$ ,  $\dots$ ,  $e_{14} = (h, i)$ 。反之,根据这组集合也很容易得到图 4 的食物网标向图。如果定义

$$d_{ij} = \begin{cases} +1: \text{表示物种 } i \text{ 抑制物种 } j \\ -1: \text{表示物种 } i \text{ 受到物种 } j \text{ 的抑制} \\ 0: \text{表示物种 } i \text{ 与物种 } j \text{ 为中性作用或互不影响} \end{cases}$$

$i, j = 1, 2, \dots, n; \quad i \neq j$

当  $i=j$  时,  $d_{ij}$  表示物种  $i$  种内的正相互作用 (+1)、负相互作用 (-1) 或中性作用 (0). 由此可以写出食物链图 (图 4) 的邻接矩阵:

$$D = (d_{ij}) =$$

$$= \begin{bmatrix} 0 & -1 & -1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ +1 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 & -1 & 0 & 0 \\ +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \\ 0 & +1 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & -1 \\ 0 & 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \\ 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & +1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & +1 & 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & +1 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

上述结果表明, 一个群落的食物链或食物网, 引入图论的有关知识后, 便可有不同的表达形式. 不同的表达形式都反映了食物网的结构和群落的营养联系以及物种间相互作用的方式, 因此, 这些表达形式是可以互相变换的, 从一个图的结构和顶、边之间的联系情况得出一个图集合或一个邻接矩阵.

在这个基础上, 可进一步应用图的运算法则, 解决食物网的合并问题. 以图 3 中第一类型的 (A)、(B) 两个营养结构为例, 这两个营养结构若用标向图来表示, 即可得到图 5 中的 ( $G_1$ ) 和 ( $G_2$ ).

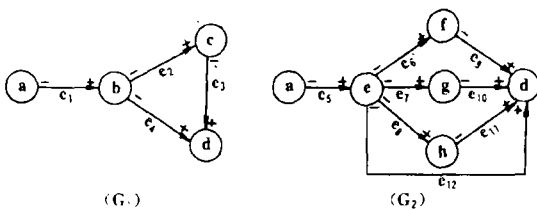


图 5 A、B 两个营养结构 (见图 3) 的标向图  
Fig. 5 Signed directed graph of trophic structures (A and B, type I in fig. 3).

若用集合来表示, 即为

$$G_1 = (V_1, E_1)$$

$$V_1 = (a, b, c, d)$$

$$E_1 = (e_1, e_2, e_3, e_4)$$

$$G_2 = (V_2, E_2)$$

$$V_2 = (a, e, f, g, h, d)$$

$$E_2 = (e_5, e_6, \dots, e_{12})$$

根据图的运算法则, 把两个集合相加, 得到

$$G_3 = G_1 \cup G_2 = (V_1 \cup V_2, E_1 \cup E_2) = (V_3, E_3)$$

$$V_3 = (a, b, c, d, e, f, g, h)$$

$$E_3 = (e_1, e_2, \dots, e_{12})$$

由此可以作出  $G_1$  与  $G_2$  的并图  $G_3$  (图 6). 可见, 只要知道图中的每一个顶在对应的食物网中所表示的环节, 该图所反映的食物网的结构及种间关系也就较为明确.

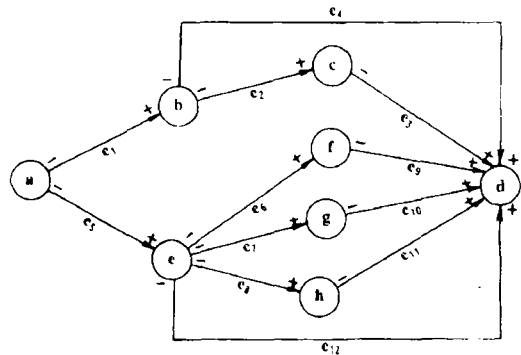


图 6  $G_1$  和  $G_2$  的并图 ( $G_3$ )

Fig. 6 Combined graph ( $G_3$ ) of  $G_1$  and  $G_2$  graphs.

## 4 结论与讨论

4.1 节肢动物群落是稻田生态系统中的一个重要组成部分. 群落中物种之间存在着非常复杂的营养联系, 这种联系是群落作为一个整体具有反馈调节和自然控制作用的基础. 在食物网中, 如果某一个环节起了变化, 特别是起点植物的变动, 会影响到整个食物网的结构和物种之间的相互关系, 并通过食物之间的间接关系影响整个生物群落. 因此, 在农业生产上, 耕作制度的改变或水稻品种的更换, 或者采取轮作、套种等措施, 不仅会影响害虫的食物来源, 而且会使群落的组成及营养联系发生变化, 其结果可能抑制某些害虫的发生与为害, 但也可能诱发新的害虫. 这是一个值得继续探讨的问题.

4.2 在稻田中, 一些与水稻没有直接关系的生物也可以通过取食或被取食的营养联系而成为食物网中的重要组成部分, 对群落的整体功能起着不可忽视的作用. 例如, 稻田中的紫黑长角沼蝇 (*Sepedon violaceus*) 和背点刺角水蝇 (*Notiphila dorsopunctata*) 成虫可以在水稻或杂草上产卵, 但对水稻没有危害作用, 它们的卵

是稻螟赤眼蜂的重要中间寄主,寄生率可达 20—85%,从而对稻田中许多害虫的发生有间接的自然控制作用<sup>[1-3]</sup>。因此,在进行害虫的预测预报和综合治理时,仅仅分析植物与害虫或害虫与天敌之间的相互关系是不够的,应当从食物链或食物网以及整个生物群落的总体出发,从中找出物种之间的相互关系,拟定科学的治理策略。

**4.3 运用图论的知识来分析群落的营养结构,**使同一个食物网可以有不同的表达形式。不同的形式各有优缺点:用标向图表示显然比较直观,但作图麻烦;用集合来表达比较简便,但欲分析整个食物网的结构和物种之间的相互作用方式时,就会觉得费事;矩阵的表达形式把食物网的“几何”图解形式变成代数的问题,为定量研究群落的营养联系提供了一种可行的途径,同时也为利用数字计算机来分析图的结构和性质以及解决一些实际问题奠定了基础,就这一点来说,邻接矩阵显示出独到的优越性。

**4.4 对于一个复杂的群落,想要一时理清楚其营养联系是很困难的,有时甚至是不可能的。**但如果从局部开始,研究个别种群或一些混合种群的营养联系则是可以做到的事。所以,实际工作中可先探讨少数种群的食物联系,然后利用图的表达和运算法则来研究整个群落的营养联系。

#### 参考文献

- 1 林乃铨. 1983. 稻螟赤眼蜂的新寄主沼刺水蝇 *Paralimna* sp. 观察初报. 武夷科学, (3): 151—156.
- 2 林乃铨. 1985. 稻螟赤眼蜂寄主沼刺水蝇名称更正(双翅目, 水蝇科). 武夷科学, (5): 209—210.
- 3 张孝羲、程遇年、耿济国. 1979. 害虫测报原理和方法. 农业出版社, 北京, 96—104.
- 4 赵志模. 1986. 重庆市北碚区稻田寄生蜂类群初步考察. 昆虫天敌, 8(3): 125—136.
- 5 Crichlow, R. E. Jr. and Stearns, S. C. 1982. The structure of food webs. *American Naturalist*, 120(4): 478—499.
- 6 DeAngelis, D. L., Bartell, S. M. and Brenkert, A. L. 1989. Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. *American Naturalist*, 134(5): 778—805.
- 7 Sviridov, Y. M. and Logofet, D. D. 1978. Stability of biological communities. Mir Publishers, Moscow, 151—189.

## 《中国农业科学》1994 年征订启事

《中国农业科学》是中国农业科学院主办的综合性农牧业科学学术刊物。主要报道我国农牧业科学在基础理论和应用技术研究方面的学术论文,重要科研成果的专题报告,各学科研究的新进展和综述等。读者对象为国内外农牧业科技工作者和院校师生,农业生产战线上的干部等。

本刊为双月刊,另附图版 2—4 页。国内发行,每册定价 6.80 元,全年 40.80 元,全国各地邮局办理订阅,代号: 2—138。1993 年 11 月份开始收订 1994 年各期期刊,请勿错过。

国外发行由中国国际图书贸易总公司(中国国际书店)承办。代号: BM 43。

本刊承接国内外广告业务。