

栖息地质量对两种网蛱蝶集合种群结构和分布的影响

陈洁君¹, 王义飞¹, 雷光春², 王戎疆², 徐汝梅^{1*}

(1. 北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875; 2. 北京大学生命科学学院, 北京 100871)

摘要: 在河北省赤城县研究了栖息地质量对大网蛱蝶 *Melitaea phoebe* 和金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia* 两种网蛱蝶集合种群结构和分布的影响。这两种网蛱蝶在约 10 km² 的区域内共存, 成虫期的蜜源植物几乎相同, 大网蛱蝶的发生峰期比金堇蛱蝶晚约一个月, 两者只有不到一周左右的时间重叠。大网蛱蝶和金堇蛱蝶幼虫的寄主植物分别是: 祁州漏芦(菊科)和华北蓝盆花(川续断科)。蜜源植物的丰度与两种网蛱蝶的局域种群大小呈正相关; 祁州漏芦的密度对大网蛱蝶的局域种群大小影响很大, 金堇蛱蝶的局域种群大小则与其寄主植物华北蓝盆花的高度正相关; 斑块内平均植被高度与两种网蛱蝶的局域种群大小均呈正相关, 植物多样性、植物均匀性和植被盖度均与金堇蛱蝶的局域种群大小负相关, 与大网蛱蝶的关系不大。同时分析了其他因子如斑块的坡向、坡度等的影响。主要结论是: 1) 幼虫寄主植物的不同和成蝶飞行高峰期的分离允许两种网蛱蝶在这样一个小的斑块区域内共存; 2) 蜜源是重要的限制因子, 并且受气候随机性的影响很大, 蜜源的波动可以很好地解释网蛱蝶集合种群在年度间的动态变化; 3) 大网蛱蝶和金堇蛱蝶的飞行、食物搜寻能力的不同以及各自寄主植物的生物学特性、空间分布的不同决定了它们具有不同的集合种群结构: 金堇蛱蝶是经典的集合种群, 大网蛱蝶是源-汇集合种群; 4) 斑块质量和昆虫行为共同决定了两种网蛱蝶的集合种群结构和分布。

关键词: 网蛱蝶; 大网蛱蝶; 金堇蛱蝶; 集合种群; 栖息地质量; 寄主植物; 蜜源

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2004)01-0059-08

Impact of habitat quality on metapopulation structure and distribution of two melitaeine butterfly species

CHEN Jie-Jun¹, WANG Yi-Fei¹, LEI Guang-Chun², WANG Rong-Jiang², XU Ru-Mei^{1*} (1. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: We studied the impact of habitat quality factors on the metapopulation structure and distribution, and thus the persistence of two species of melitaeine butterflies, *Melitaea phoebe* and *Euphydryas aurinia*, on a metapopulation scale in Chicheng County, Hebei Province, China. These two species coexist in a network of discrete habitat patches within a range of 10 km², larvae feeding on their specific host plants *Stemmacantha uniflora* (Compositae) and *Scabiosa tschilensis* (Dipsacaceae) respectively. However, their nectar resources are almost the same during the adult flight period. The main flight period for *E. aurinia* is about one month earlier than *M. phoebe*, with an overlap of only about seven days. The host plants of these two melitaeine butterflies also have a great impact on their occurrence, but act in different ways. Density of the host plant has a great effect on the occurrence of *M. phoebe*, whereas the height of the host plant is important for *E. aurinia*. The abundance and distribution of nectar resources are positively correlated to the abundance and distribution of the two butterfly species. The vegetation diversity, evenness, and cover correlate negatively with the occurrence of *E. aurinia*, but not related to *M. phoebe*, while the vegetation height has a positive effect on the two butterfly species. We have also considered and discussed the impact of slope aspect, gradient, and irradiation of the habitat patches. Therefore, when discussing the factors affecting metapopulation structure and dynamics, we should pay attention

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39893360); 教育部项目(272007)

作者简介: 陈洁君, 女, 1976 年生, 安徽人, 博士研究生, 研究方向为种群生态学, E-mail: chjj@mail.bnu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: xurumei@mail.bnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2003-03-12; 接受日期 Accepted: 2003-08-05

not only to the patch size and isolation but also the quality differences among patches. Four major points can be well concluded: 1) The specificity of larval host plants and the time segregation of adult feeding permit the co-existence of the two species in this small and patchy system. 2) The nectar resource is a major limiting factor and prone to being affected by weather stochasticity. The fluctuations in nectar resources can explain the dynamic rises and falls of these butterfly metapopulations from 1998 to 2000. 3) The differences between flight and food searching ability of the two butterfly species, as well as the differences between the features and spatial distribution of the two host plants species determined the different metapopulation structures of the two butterfly species. These results supported one of our former conjectures that *E. aurinia* is a classical metapopulation, and *M. phoebe* is a source-sink metapopulation. 4) It is the spatial pattern and quality of the habitat patches (as determined by other factors, e.g., topographic features) interacting with the insects' behavior (e.g., plant preference and flight behavior) that determined the metapopulation structure and distribution of these two butterfly species.

Key words: Melitaeine butterflies; *Melitaea phoebe*; *Euphydryas aurinia*; metapopulation; habitat quality; host plant; nectar resources

随着经济的发展,不断加剧的人类活动破坏了越来越多的动物栖息地(Primack, 1993),而栖息地的破碎化又导致了大范围的生物多样性丧失,这已经成为当前颇受关注的生态学问题(Wilcove *et al.*, 1986; Bierregaard *et al.*, 1992; Barbault and Sastrapradja, 1995; Andren, 1994, 1996, 1997; 苏丽等, 2002; 于晓东等, 2002, 2003; 尤平等, 2003)。近年来的研究发现栖息地质量和面积会影响蝴蝶种群大小(Sibatani, 1990; Thomas, 1991; Warren, 1992; Schultz and Dlugosch, 1999; Thomas *et al.*, 2001)。同时,许多研究表明集合种群(metapopulation)理论可作为一种行之有效的方法来探讨破碎化景观内的蝴蝶物种的续存问题(Harrison *et al.*, 1988; Hanski *et al.*, 1994; Hanski, 1999)。

栖息地的退化或丧失会导致寄主植物的减少或灭绝,继而造成蝴蝶种群的减少或灭绝。许多学者都讨论过寄主植物和蝴蝶之间的关系(Veenakumari *et al.*, 1997; Schwarzwälder *et al.*, 1997; Hill, 1999; Beccaloni and Symons, 2000; Nylin *et al.*, 2000; Kato, 2000; Hanski and Singer, 2001)。但是,很长时间以来这些研究都聚焦于蝴蝶对寄主植物的食物选择机制,及更精细尺度上的它们之间的协同进化关系(Ehrlich and Raven, 1964; Baylis and Pierce, 1991; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 1997)。近年来,Hanski等(1994, 1999, 2001)在集合种群水平上探讨了网蛱蝶在斑块化生境中的续存问题,取得了显著的成效,但他们强调斑块面积和隔离度的重要性,忽略了栖息地质量的影响。同期的其它相关研究发现斑块质量,如植被盖度、植被高度、植物多样性、寄主植物丰度及蜜源等因子对于蝴蝶的种群结构和动态变

化影响很大(Verboom *et al.*, 1991; Harrison *et al.*, 1995; Smallidge and Leopold, 1997; Schultz and Dlugosch, 1999; Hughes, 2000; Corbet, 2000; Thomas *et al.*, 2001)。尤其值得一提的是Thomas等(2001)明确指出:在集合种群研究中斑块质量是被遗漏的第三个参数,斑块质量和斑块隔离度共同决定蝴蝶在破碎化景观中的续存与否。

通常情况下,局域种群大小可以看成是斑块面积的函数(Hanski *et al.*, 1994),但是我们先前的研究已经发现两种网蛱蝶的局域种群大小与斑块面积不相关(王义飞等,2003),这与其它关于网蛱蝶的研究结果有些不同(Harrison *et al.*, 1988; Hanski *et al.*, 1994; Hanski, 1999)。于是从2000年起,我们加强了植被调查,下面将讨论栖息地斑块质量对大网蛱蝶 *Melitaea phoebe* Denis 和 Schiffermüller 和金堇蛱蝶 *Euphydryas aurinia* Rottemburg 的集合种群结构及分布的影响。

1 材料与方法

研究地点位于河北省赤城县闫家坪村,在北京以北约150 km处,东经115°42'58"~115°44'53",北纬40°31'19"~40°32'35",面积约10 km²。海拔1 300 m到1 600 m,植被为灌丛和杂草混合的亚高山型,在植物区系划分上属泛北极植物区,中国-日本森林植物亚区。

研究对象为大网蛱蝶和金堇蛱蝶,幼虫的专性寄主植物分别为菊科的祁州漏芦 *Stemmacantha uniflora* (L.)Ditrich 和川续断科的华北蓝盆花 *Scabiosa tschiliensis* Grün。

从1998年起到现在,每年调查38个栖息地斑块内的两种网蛱蝶的幼虫簇的发生情况,作为研究大网蛱蝶和金堇蛱蝶集合种群结构和动态的基础。根据研究区域的地形地貌特点,这些斑块被分为东、西、南、北四个亚区,其中东区斑块的平均面积最大,北区各斑块之间的联系性最高,南区斑块的平均面积最小、联系性最低,西区则居中(王义飞等,2003)。1999年我们做了栖息地斑块内的植被调查。经初步分析蝴蝶和植被数据之后,发现斑块质量,即植被情况对于两种网蛱蝶集合种群结构和动态的影响很大。基于此,2000年我们加强了植被调查,又增加了19个斑块,包括那些非常小的斑块以及由于山民的农事活动而废弃的农田。经调查,38个栖息地斑块的平均面积、最小面积和最大面积分别为7 016.6 m²、251.4 m²和32 414.9 m²。2000年增加的19个斑块的平均面积、最小面积和最大面积分别为790.4 m²、206.2 m²和2 452.6 m²,可以看出这19个斑块都非常小。根据蝴蝶的生活史,植被调查从1999年的1次增加为3次,每次调查均采用1 m×1 m的铁丝框随机取样,并且根据斑块面积来确定取样数目。从5月16日到5月29日,调查了所有斑块内的植物种类组成、数量(株数)、花的有无及祁州漏芦和华北蓝盆花的数量、高度,这一时期对应着越冬后的幼虫取食活动期;6月底7月初,是蝴蝶采食花蜜、飞行戏耍的高峰期,故7月1日到6日集中调查了斑块的平均植被盖度、平均植被高度及蜜源的丰度,在统计分析时,蜜源的丰度用每一斑块内所有蜜源植物的平均多度来表示;9月份,4龄幼虫准备越冬,在18日、19日两天详细调查了所有斑块的平均植被盖度、平均植被高度以及祁州漏芦和华北蓝盆花的数量和平均高度。1999年和2000年,植被调查分别获得了27 604和40 789个数据。

栖息地斑块质量用4个因子来表示:寄主植物、蜜源、相关的地形因子及群落水平上的植被特征。后者用斑块内植物多样性 H' 、植物均匀度 J' 、平均植被盖度 C 和平均植被高度 h 来表示。

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$J' = H'/\ln s$$

其中 s 表示每个斑块内的物种数, P_i 表示每个斑块内 i 物种的数量百分比。

以SPSS10.0软件分析数据。首先用One-Sample Kolmogorov法对所有涉及到的变量进行正态性检验。关于蝴蝶的所有数据和斑块质量的大部分数据

都不是正态分布,于是采用 Spearman 回归系数法来检验蝴蝶集合种群发生率与各斑块质量因子之间的关系。用非参数检验(Kruskal-Wallis test, Mann-Whitney test)来估计各质量因子的中值差异,用ANOVA来分析8个涉及到的属于正态分布的因子变量。

2 结果和分析

2.1 栖息地内的植物种类

所研究斑块网络区域内的植物共105种,分属于34科,73属,其中最具优势的是菊科(Compositae),其余的科优势度依次为蔷薇科(Rosaceae)、唇形科(Labiatae)、毛茛科(Ranunculaceae)、豆科(Leguminosae)和百合科(Liliaceae)。

2.2 两种网蛱蝶的寄主植物和蜜源植物

在中国,大网蛱蝶和金堇蛱蝶幼虫的专性寄主植物分别是菊科的祁州漏芦和川续断科的华北蓝盆花。祁州漏芦和华北蓝盆花均为多年生草本植物。华北蓝盆花是一种野生观赏花卉,是当地的优势种,广泛分布于研究区域内;而祁州漏芦则呈斑块状聚集分布于一些相对开放和无荫蔽的山坡,在较暗的林下几乎见不到。

两种网蛱蝶的蜜源植物基本相同,都取食十字花科的糖芥 *Erysimum bungei* Kitag.、香花芥 *Hesperis trichosepala* Turcz. 和蔷薇科的委陵菜 *Potentilla* spp. 的花蜜。此外,金堇蛱蝶还取食唇形科的百里香 *Thymus mongolicus* Ronn., 大网蛱蝶还取食石竹科的石竹 *Dianthus chinensis* L. 的花蜜。

2.3 寄主植物对两种网蛱蝶局域种群大小的影响

大网蛱蝶分布于南区、西区和北区,东区没有(表1)。我们的调查结果显示祁州漏芦也只是分布在这三个亚区,东区几乎没有, Mann-Whitney 检验表明,祁州漏芦在东区的密度显著低于其它三个区,但高度间的差异均不显著(表2);其它三区间的祁州漏芦密度之间的和高度之间的差异均不显著($P = 0.236$ 和 $P = 0.776$)。综上可见,大网蛱蝶的局域种群大小与其寄主植物祁州漏芦的密度有很大的关联性,与祁州漏芦的高度关系不大。

金堇蛱蝶在东区、南区和北区均有发生,但是西区没有(表1)。统计分析表明,金堇蛱蝶的局域种群大小与其寄主植物华北蓝盆花的高度密切相关($r = 0.464$, $P < 0.01$),而与其密度无关($r = -0.073$, $P > 0.05$)。由此可见,寄主植物的密度不是金堇蛱蝶局域种群大小的限制因子,高度的影响显著。

表 1 2000 年两种网蛱蝶的发生数量(幼虫簇数/斑块)

Table 1 Occurrence of two butterfly species in 2000 (clusters /patch)

亚区 Sub-region	斑块序列号 Patch number	金堇蛱蝶 <i>E. aurina</i>	大网蛱蝶 <i>M. phoebe</i>
东区 East	E02	24	0
	E03	29	0
南区 South	S03	1	0
	S06	0	1
西区 West	W17	0	2
	W19	0	1
	W20	0	1
	W22	0	1
北区 North	N04	0	1
	N07	15	2
	N10	12	0
	N11	4	6
	N12	10	2
	N13	17	8
	N14	9	3

表 2 四个亚区内祁州漏芦的密度和高度的比较

Table 2 Comparison of density and height of *Stemmacantha uniflora* in the four sub-regions

亚区 Sub-region	密度(株数/m ²) Density (plants/m ²)	高度 Height (cm)
东区 East	0.02 ± 0.04 a	3.87 ± 8.65 a
南区 South	0.14 ± 0.14 b	11.62 ± 7.92 a
西区 West	0.61 ± 0.78 b	11.15 ± 14.12 a
北区 North	0.81 ± 0.86 b	10.85 ± 10.26 a

表中数据是平均值 $\pm SD$, 数据后不同字母表示差异显著(Mann-Whitney 检验, $P < 0.05$)。The data in the table are mean $\pm SD$, and those followed by different letters indicate significant difference at the $P < 0.05$ level by Mann-Whitney test.

2.4 蜜源对两种网蛱蝶共同局域种群密度的影响

因两种网蛱蝶的蜜源植物基本相同, 故考虑蜜源对两种网蛱蝶局域种群密度(之和)的影响。经统计分析, 蜜源植物的丰度与两种网蛱蝶局域种群密度(之和)密切相关($r = 0.727, P < 0.01$)。

2.5 植被对两种网蛱蝶局域种群大小的影响

金堇蛱蝶的局域种群大小与植物多样性、植被均匀度和植被盖度均呈极显著负相关, 与植被高度呈极显著正相关($P < 0.01$); 而大网蛱蝶的局域种群大小与植物多样性、植被均匀性和植被盖度均呈

不显著相关($P > 0.05$), 与植被高度呈极显著正相关($P < 0.01$)(表 3)。

表 3 两种网蛱蝶的局域种群大小(幼虫簇数/斑块)与植被因子的关系(用 Spearman's rho 表示)

Table 3 Correlation between the local population size of two butterfly species and the vegetation factors (indicated by Spearman's rho)

植被因子 Vegetation factors	金堇蛱蝶 <i>E. aurina</i>	大网蛱蝶 <i>M. phoebe</i>
多样性 Diversity (H')	-0.471**	-0.135
均匀性 Evenness (J')	-0.478**	-0.132
盖度 Cover (C)	-0.289**	-0.034
高度 Height (h)	0.469**	0.277**

**极显著($P < 0.01$, 双尾)Significant at the $P < 0.01$ level (two-tailed).

2.6 坡向对两种网蛱蝶集合种群分布的影响

表 4 显示两种网蛱蝶主要发生于南坡和东坡, 在东南和西南坡向也有, 但是在西坡、北坡、西北坡和东北坡没有。这也很好地解释网蛱蝶主要发生于东区和北区的调查结果(表 1), 因为东区和北区的栖息地斑块主要是向东和向南的坡向。所以坡向是网蛱蝶局域种群发生的重要决定因子。而且网蛱蝶主要发生于 $10^\circ \sim 20^\circ$ 的缓坡上(图 1)。

表 4 网蛱蝶局域种群密度(幼虫簇数/斑块)在不同坡向的分布

Table 4 Distribution of the local population size of butterflies in various slope direction

坡向 Aspect	金堇蛱蝶 <i>E. aurina</i>	大网蛱蝶 <i>M. phoebe</i>	总密度 Total density
东坡 East	3.06 ± 5.43	1.29 ± 2.34	4.35 ± 7.24
南坡 South	8.29 ± 10.66	0.43 ± 0.79	8.71 ± 10.71
东南坡 Southeast	0	0.5 ± 0.84	0.5 ± 0.84
西南坡 Southwest	0.5 ± 0.71	0	0.5 ± 0.71
西坡 West	0	0	0
北坡 North	0	0	0
东北坡 Northeast	0	0	0
西北坡 Northwest	0	0	0

3 讨论

3.1 两种网蛱蝶集合种群的共存机制

在这个不大的斑块网络区域内, 非常有意思的是同时存在着 5 种网蛱蝶: 大网蛱蝶, 金堇蛱蝶, 网

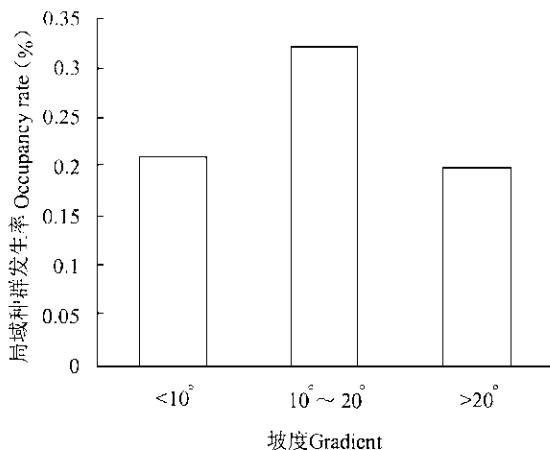


图1 整个斑块网络内两种网蛱蝶的局域种群发生率与斑块坡度的关系

Fig. 1 Relationship between occupancy rate of the melitaeine butterflies and the steepness of slopes in the patch network

蛱蝶 *M. diamina* Lang, 斑网蛱蝶 *M. didymoides* Eversmann 和罗网蛱蝶 *M. romanovi* Grum-Greshimai-lo。其中,优势种大网蛱蝶和金堇蛱蝶不但共存得很好,而且它们的动态变化呈正相关(王义飞等,2003)。我们可以从斑块质量方面来阐明这种现象的机制:大网蛱蝶和金堇蛱蝶幼虫的专性寄主植物分别为菊科的祁州漏芦和川续断科的华北蓝盆花。这两种网蛱蝶成虫的蜜源植物虽然几近相同,但是金堇蛱蝶发生于6月初到7月初,而大网蛱蝶的发生峰期约晚一个月,其中只有不到一周的重叠时间(王义飞等,2003),所以幼虫和成蝶之间的食物竞争都非常微弱,允许了这种共存。两种网蛱蝶的种群发生与蜜源、植被高度及坡向、坡度等因子的关系的一致性,更加支持两种蝴蝶的集合种群分布的正相关性。

3.2 蜜源是两种网蛱蝶集合种群大小和分布的一个重要影响因子

从1998年到2000年,对两种网蛱蝶的集合种群进行的详细调查显示连续3年两种蝴蝶都主要分布于东区和北区(王义飞等,2003)。其原因可能是东区和北区的蜜源植物多,而且主要是东坡和南坡。相对开阔的缓坡,在晚春和早夏,光照适宜,植被长势很好,蜜源丰富,于是许多蝴蝶在此嬉戏、交配、产卵。而在西区和南区的栖息地斑块多比较荫蔽,光照不足,开花很少,虽然寄主植物很多,但是蝴蝶很少飞来产卵。因此,蜜源是网蛱蝶集合种群结构及分布的一个重要决定因子,这也很好地解释我们的另外一个结论:从1998年到2000年蝴蝶种群呈现下降而后上升的动态变化(王义飞等,2003),这

主要是由于气候因子(主要是降雨的随机性变化)而带来的蜜源丰度的年际变化造成的。

3.3 斑块的质量及分布与蝴蝶的飞行行为共同决定了两种网蛱蝶的集合种群结构

比较共存于方圆 10 km^2 的斑块网络内的这两种网蛱蝶,可以总结如下:1)大网蛱蝶幼虫的寄主植物祁州漏芦呈斑块状聚集分布,这与大网蛱蝶飞行能力较强,飞行距离较长(王义飞等,2003)相对应;而且祁州漏芦植株粗壮高挺易与周围其它植物相区别,故大网蛱蝶的局域种群大小受祁州漏芦密度的影响很大,与其高度关系不大,同时与斑块内的植物多样性、植物均匀度和植被盖度均不相关;2)金堇蛱蝶飞行能力较弱,飞行距离较短(王义飞等,2003),这种特性与华北蓝盆花的广泛分布相对应;另一方面,华北蓝盆花植株相对细弱,与周围的其它植物混在一起,不易被发现,所以金堇蛱蝶的局域种群大小与华北蓝盆花的高度密切相关,而华北蓝盆花的密度,即食物数量不是其局域种群大小的限制因子。同时金堇蛱蝶的局域种群大小与植物多样性、植物均匀度和植被盖度均负相关。大网蛱蝶和金堇蛱蝶的飞行、食物搜寻能力的不同以及各自寄主植物的生物学特性、空间分布的不同决定了它们具有不同的集合种群结构。这也支持我们另外一篇文章的研究结果(Wang et al., 2003):金堇蛱蝶是经典集合种群,大网蛱蝶是源-汇集合种群。

破碎化景观中昆虫的灭绝速率问题是当前生态学和保护生物学亟待解决的问题之一(Thomas et al., 2001),起源于蝴蝶种群生态学研究的两大假设(Thomas et al., 2001)都曾试图解释这一问题。Hanski等(1994)、Hanski(1999)和Hanski等(2001)主张重在研究集合种群本身的结构与动态,认为斑块数目、斑块面积、斑块隔离度等的变化是网蛱蝶集合种群能否续存的决定因素,所以要保护破碎化景观中生活的物种,必须保证一定数目的生境斑块,斑块面积不能低于某一最小值,斑块之间不可过于隔离。Thomas等(2001)在集合种群研究中第一次精确测量了斑块间的质量差异,建议把栖息地质量作为集合种群动态的第三个参数,并用实例证明了用这个参数来预测景观内的斑块被占据格局比用传统意义上的斑块面积和斑块隔离度两个参数更为有效。他们认为,改善斑块质量使其从适宜到最优就可以弥补由于栖息地破碎化而造成的灭绝速率的加剧。我们的研究发现:陡峭的西坡在春、夏季接受很强的光照,因此寄主植物成熟、凋落得很快,不能给蝴蝶

幼虫提供足够的食物以保证其进入蛹期;北坡在春季和早夏得不到足够的阳光,植被生长较差,蝴蝶幼虫缺乏食物,成蝶很少。所以说,坡向和坡度通过影响幼虫寄主植物的生长间接地作用于蝴蝶种群。综上所述,蜜源、寄主植物及植被等的影响,可以得出结论:是斑块质量及分布和蝴蝶飞行能力的不同共同决定了集合种群结构和分布,因此栖息地质量与集合种群结构不是对立的,是不能分离开的,都不能忽视。

3.4 对两种网蛱蝶集合种群保护的启示

Smallidge 和 Leopold (1997)强调了植被管理对于蝴蝶栖息地续存和保护的重要性。Schultz 和 Dilugosch (1999)也发现幼虫和成蝶的食物丰度都影响 *Icaricia icarioides fenderi* 的种群大小。本研究发现斑块质量对两种网蛱蝶集合种群的影响很大,但作用模式不同,因此要采取不同的保护策略。

对于大网蛱蝶来说,斑块化分布的幼虫寄主植物的丰度极大地影响着其局域种群大小;对于金堇蛱蝶来说,其幼虫寄主植物华北蓝盆花是当地的优势种,在整个栖息地斑块网络内广泛分布且很丰富,不会成为其局域种群大小的限制因子,其高度在一定程度上反映了华北蓝盆花的质量,成为金堇蛱蝶幼虫的食物质量的指示因子。对于这两种蝴蝶成虫来说,蜜源的丰度都非常重要,植被高度也是一个重要的影响因素,它反映了斑块区域的总体植被质量。

斑块内裸露地的存在是必要的。从表 3 可以看出,在幼虫和成蝶食物非常充足的情况下,斑块内植被盖度越大、植物分布越均匀,金堇蛱蝶越少。在某种程度上,这些植被特征可能会干扰金堇蛱蝶搜寻食物。斑块内植物种类超过一定数目时,就会影响蝴蝶的行为。较开阔、采光良好的“走廊”里的蝴蝶种类会更为丰富,因为这种“走廊”会为蝴蝶的飞行、扩散提供更大的方便(Smallidge and Leopold, 1997)。Gutiérrez 等(1999)研究珠弄蝶 *Erynnis tages* 时发现一个令人困惑的现象:尽管其寄主植物分布广泛且非常丰富,但是蝴蝶的分布却相对有限,最后他们提出了一种解释,即放牧水平和空闲地的必要性。如果寄主植物生长在相对开放的均质环境里,蝴蝶就比较容易地获得它所需要的食物和光照,这对于飞行能力较弱的金堇蛱蝶来说尤其重要。据此推测,有效空地的缺乏可能是 2000 年西区没有金堇蛱蝶的一个重要原因。当然,斑块内植被盖度也不能太低,否则斑块植被质量会太差,不能满足蝴蝶的基本食物需求。

综上可见,对于两种蝴蝶来说,斑块的整体植被质量,如蜜源的丰度、平均植被高度等都非常 important,但是大网蛱蝶是源-汇集合种群,在保护策略上要特别注意保证源种群斑块的寄主植物的密度,而对于经典集合种群的金堇蛱蝶来说,在保证一定斑块数目的前提下,可以容许一定程度的放牧活动,一些相对裸露的空地有利于其局域种群间的扩散与交流。

3.5 集合种群研究尺度的重要性

Hughes(2000)研究灰蝶(Lycaenidae)时发现局域特化(local specialization, 一个斑块内可利用的寄主植物量)与灰蝶局域种群丰度不相关,而区域特化(continental specialization, 多斑块内利用的寄主植物量)与区域种群丰度呈正相关。但是我们的研究发现局域水平的寄主植物密度的变化也会显著影响局域种群的灭绝或重建。

祁州漏芦和华北蓝盆花都是多年生草本植物,从区域尺度的集合种群水平上来看,幼虫的寄主植物资源从 1999 年到 2000 年不会有太大的变化,但从局域种群尺度来看有很大的变化。气候的随机性在区域水平上发挥作用,会造成资源的年际变化;农耕活动在局域水平上发挥作用,造成不同斑块间的变化。这两种因素的随机性会通过影响食物资源而间接作用于蝴蝶的发生和繁衍。例如,北区栖息地斑块 N18 在 1999 年有金堇蛱蝶,但是 2000 年绝灭。Mann-Whitney 检验显示这个斑块内华北蓝盆花的丰度从 1999 年的 8.5000 ± 3.8406 株/ m^2 下降到了 2000 年的 0.5000 ± 0.3416 株/ m^2 ($P = 0.008$)。南区的栖息地斑块 S03 则相反,1999 年空白,但是 2000 年被金堇蛱蝶重新占据,调查显示华北蓝盆花的丰度有很明显的增加趋势,从 1999 年的 1.1000 ± 0.4069 株/ m^2 到 2000 年的 6.9000 ± 1.2601 株/ m^2 ($P = 0.002$)。由此可见,某个具体斑块内的寄主植物资源的变化会显著影响金堇蛱蝶局域种群的灭绝与重建,尽管从整个斑块网络内的集合种群水平来看变化不大。

参 考 文 献 (References)

- Andren H, 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71: 355–366.
- Andren H, 1996. Population response to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos*, 76: 235–242.
- Andren H, 1997. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletins*, 46: 171–181.
- Barbault R, Sastrapradja SD, 1995. Generation, maintenance and

- loss of biodiversity. In: Heywood WH ed. Global Biodiversity Assessment. Cambridge: Cambridge University Press. 193 – 274.
- Baylis M, Pierce NE, 1991. The effect of host-plant quality on the survival of larvae and oviposition by adults of an ant-tended Lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*. *Ecological Entomology*, 16: 1 – 9.
- Beccaloni GW, Symons FB, 2000. Variation of butterfly diet breadth in relation to host plant predictability: results from two faunas. *Oikos*, 90: 50 – 66.
- Bierregaard RO, Lovejoy TE, Kapos V, Dos Santos AA, Hutchings RW, 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience*, 42: 859 – 866.
- Corbet SA, 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96: 289 – 298.
- Ehrlich PR, Raven PH, 1964. Butterflies and plants: a study in co-evolution. *Evolution*, 18: 586 – 608.
- Gutiérrez D, Thomas CD, Leon-Cortes JL, 1999. Dispersal, distribution, patch network and metapopulation dynamics of the dingy skipper butterfly (*Erynnis tages*). *Oecologia*, 121: 506 – 517.
- Hanski I, 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation dynamic landscapes. *Oikos*, 87: 209 – 219.
- Hanski I, Kuussaari M, Nieminen M, 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75: 747 – 762.
- Hanski I, Singer MC, 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist*, 158: 341 – 353.
- Harrison S, Murphy DD, Ehrlich PR, 1988. Distribution of the checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. *American Naturalist*, 132: 360 – 382.
- Harrison S, Thomas CD, Lewinsohn TM, 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *American Naturalist*, 145: 545 – 561.
- Hill JK, 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 36: 564 – 572.
- Hughes JB, 2000. The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. *Oecologia*, 123: 375 – 383.
- Kato Y, 2000. Host-plant adaptation in two sympatric types of the butterfly *Eurema hecabe* (L.) (Lepidoptera: Pieridae). *Entomological Science*, 3: 459 – 464.
- Nylin S, Bergstrom A, Janz N, 2000. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion. *Journal of Insect Behavior*, 13: 469 – 481.
- Primack RB, 1993. Essentials of Conservation Biology (Chinese translated version). Changsha: Hunan Science and Technology Press. [Primack RB, 1993. 保护生物学原理. 长沙: 湖南科学技术出版社]
- Schultz CB, Dlugosch KM, 1999. Nectar and hostplant scarcity limit populations of an endangered Oregon butterfly. *Oecologia*, 119: 231 – 238.
- Schwarzwalder B, Lörtscher M, Erhardt A, Zettel J, 1997. Habitat utilization by the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia* ssp. *celadussa* (Rott.) (Lepidoptera: Nymphalidae) in montane grasslands of different management. *Biological Conservation*, 82: 157 – 165.
- Sibatani A, 1990. Decline and conservation of butterflies in Japan. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29: 305 – 315.
- Smallidge PJ, Leopold DJ, 1997. Vegetation management for the maintenance and conservation of butterfly habitats in temperate human-dominated landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 38: 259 – 280.
- Steffan-Dewenter I, Tscharntke T, 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia*, 109: 294 – 302.
- Su L, Ge F, Liu XH, 2002. Effects of chemical control on the community diversity of insect pests and their predatory natural enemies in cotton fields under different cultivating regimes. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 777 – 784. [苏丽, 戈峰, 刘向辉, 2002. 化学防治对不同类型棉田害虫和捕食性天敌群落多样性的影响. 昆虫学报, 45(6): 777 – 784.]
- Thomas JA, 1991. Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: Spellerberg IF, Goldsmith FB, Morris MG eds. The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation. Oxford: Blackwell. 149 – 197.
- Thomas JA, Bourn NAD, Clarke RT, Stewart KE, Simcox DJ, Pearman GS, Curtis R, Goodger B, 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscape. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 268: 1791 – 1796.
- Veenakumari K, Mohanraj P, Sreekumar PV, 1997. Host plant utilization by butterfly larvae in the Andaman and Nicobar islands (Indian ocean). *Journal of Insect Conservation*, 1: 235 – 246.
- Verboom J, Schotman A, Opdam P, Metz JA, 1991. European nuthatch metapopulation in a fragmented agricultural landscape. *Oikos*, 61: 149 – 156.
- Wang RJ, Wang YF, Lei GC, Xu RM, Painter J, 2003. Genetic differentiation within metapopulations of *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe* in China. *Biochemical Genetics*, 41: 107 – 118.
- Wang YF, Chen JJ, Wang RJ, Lei GC, Xu RM, 2003. Difference in metapopulation structure and dynamics of two species of co-existent melitaenae butterflies. *Chinese Science Bulletin*, 48(9): 940 – 946. [王义飞, 陈洁君, 王戎疆, 雷光春, 徐汝梅, 2003. 两种共存网蛱蝶的不同集合种群结构及动态. 科]

- 学通报, 48(9): 940 - 946]
- Warren MS, 1992. The conservation of British butterflies. In: Dennis RLH ed. *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford: Oxford University Press. 22 - 45.
- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP, 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soule ME ed. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. MA, Sunderland: Sinauer Associates. 237 - 256.
- You P, Li HH, Wang SX, Xu JS, 2003. Diversity of the moth community in the Qilihai wetland, Tianjin. *Acta Entomologica Sinica*, 46(5): 617 - 621. [尤平, 李后魂, 王淑霞, 徐家生, 2003. 天津七里海湿地的蛾类多样性. 昆虫学报, 46(5): 617 - 621]
- Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2002. Composition and seasonal dynamics of the litter-layer beetle community of the Dongling Mountain region. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 785 - 793. [于晓东, 罗天宏, 周红章, 2002. 东灵山地区地表甲虫群落组成及季节变化. 昆虫学报, 45(6): 785 - 793]
- Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2003. Species diversity of litter-layer beetles in the Fengtongzhai National Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Entomologica Sinica*, 46(5): 609 - 616. [于晓东, 罗天宏, 周红章, 2003. 四川蜂桶寨国家自然保护区地表甲虫物种多样性. 昆虫学报, 46(5): 609 - 616]

(责任编辑: 袁德成)