

现代生命科学基础丛书

昆虫种群生态学

——基础与前沿

徐汝梅 成新跃 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书介绍了昆虫生态学的核心内容,即昆虫种群数量的时、空动态规律及调节机制和研究方法。本书特别强调了空间生态学在昆虫种群生态学研究中的应用;介绍了当前昆虫种群生态学的研究热点,如种群变动的遗传机制、昆虫与植物的协同进化等;结合重大的生态学问题,对昆虫爆发的一般理论、昆虫濒危与生物多样性保育、种群扩散与生物入侵、全球变化与昆虫种群动态等进行了论述。

本书适合昆虫生态学专业的研究生、本科生,科技部门、农业部门及大专院校有关科研、教学及管理人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

昆虫种群生态学:基础与前沿/徐汝梅,成新跃著.—北京:科学出版社,2005

(现代生命科学基础丛书)

ISBN 7-03-014408-2

I. 昆… II. ①徐…②成… III. 昆虫-种群生态学 IV. Q968.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2005)第103092号

责任编辑:庞在堂 盖 宇/文案编辑:王日臣 宛 楠
责任校对:包志虹/责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年7月第一版 开本:B5(720×1000)

2005年7月第一次印刷 印张:25

印数:1—2 000 字数:486 000

定价:58.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

《现代生命科学基础丛书》编委会

主 编：许根俊

副主编：沈倍奋 乔守怡 马克平 王克夷

编 委：（按汉语拼音排序）

敖世洲	昌增益	陈润生	戴灼华	丁明孝
杜生明	段恩奎	方荣祥	傅继梁	龚非力
顾红雅	何大澄	胡志红	黄伟达	金冬雁
李 博	李 林	曲音波	沈 萍	施苏华
寿天德	谭仁祥	王金发	武维华	薛勇彪
药立波	查锡良	张大勇	张知彬	左建儒

前 言

昆虫种群生态学对整个生态学科的理论和方法论的发展和实际应用都起着十分重要的作用。基于这方面考虑，我曾经在 1987 年出版了一部作为高等院校教学用书的《昆虫种群生态学》（北京师范大学出版社）。该书是按教学要求编写的，对高校研究生及本科生较为适用。

时过境迁，《昆虫种群生态学》出版至今已近 20 年，且昆虫种群生态学又有了迅速的发展。在理论发展方面，空间生态学的发展为宏观生态学带来了新的面貌。其中，尤其是集合种群生态学的理论和方法论的发展，应该说是现代生态学中重大的突破之一。微生物学的发展又为种群时空动态的遗传机制、昆虫的生活史进化、昆虫-植物协同进化等提供了新的内容。从应用上，一些与人类持续发展密切相关的重大问题，如全球变化的生态效应、生物多样性保育、生物入侵等，向科学家们提出了严峻的挑战。基于这些现代的发展，我们编写了本书——《昆虫种群生态学——基础与前沿》。

从内容上看，在本书的十四章中，有六章是全新的，其他章节也在原来的基础上做了较大的修改、补充和删节。但由于学科发展之快，内容之多，很难面面俱到并都深入下去进行讨论，因此，本书介绍的内容也只能算是基础内容。

本书中，除了仍然强调种群的时空动态以及昆虫种群生态学的基本理论与方法外，还试图加强对重大应用问题的介绍。因此，对昆虫濒危与多样性保育、种群数量激增与害虫爆发、生物入侵、全球变化与昆虫种群动态等方面各立了一章，并将近些年在这些方面所做的研究工作和体会掺入其中。

由于笔者科研经验的局限性，特邀请了成新跃副教授撰写了本书的第三、十一、十二章。

生态学领域之广、发展之快、文献之多，实在是令人目不暇接。而限于笔者的研究工作和知识的局限性，遗漏、错误和不妥之处一定不少，恳请读者多多指正。

徐汝梅

2005 年于北京

致 谢

本书的出版要感谢众多的合作者及多年在北京师范大学昆虫生态研究组学习的国内外博士生和硕士生们，是他们的合作和研究成果使我们对温室白粉虱、生物入侵、濒危物种的集合种群生态学、全球变化的生态学效应等积累了数据和知识，而正是这些构成了本书的核心内容。在这里很难将他们一一列出，但特别需要致谢的有：与我们合作了 30 年的北京师范大学数学系刘来福教授，合作了 25 年的荷兰 Wageningen 农业大学的 Joop van Lenteren 教授。本书在编写过程中参考了：Krebs C J (1978, 2001) 的 *Ecology*；Begon M 等 (1996) 的 *Ecology*；Pianka E R (2000) 的 *Evolutionary Ecology*；Hanski I (1999) 的 *Metapopulation Ecology*；Huffaker 等 (1999) 的 *Ecological Entomology*；Price P W (1977) 的 *Insect Ecology*；张大勇等 (2000) 的《理论生态学研究》等，在此一并致谢。

目 录

前言
致谢

第一部分 种群的空间格局

第一章 种群的空间格局	3
第一节 空间格局的定义及其研究意义	3
第二节 种群空间格局的形式	4
一、独立种群或局域种群的空间格局	4
二、集合种群	5
第三节 种群空间格局的测定方法	7
一、独立种群或局域种群空间格局的测定方法	7
二、对独立种群或局域种群空间格局测定方法的评价	11
三、集合种群的测定方法	14
主要参考文献	17

第二部分 种群的数量变动

第二章 种群密度及其估值	21
第一节 种群密度的估计方法——抽样技术	21
一、样本平均数的置信区间估计	21
二、理论抽样数的确定	22
三、以发生频次和聚集度指标估计种群密度	24
四、序贯分析	27
五、标记-释放-回收技术	33
第二节 讨论	35
主要参考文献	36
第三章 种群参数与生活史进化	38
第一节 种群参数	38
一、种群的基本参数	38
二、种群特征	40
三、生命表	41
四、种群的存活曲线	51
第二节 生活史进化	54
一、生活史性状的进化	54

二、扩散的进化	55
三、种群的繁殖策略——最大的繁殖潜能	56
四、生活史进化理论及模型	59
主要参考文献	65
第四章 种群数量变动的表达及形式	68
第一节 种群数量变动的表达	68
一、种群曲线	68
二、世代直方图和世代曲线	69
三、线性标度与对数标度	70
四、区域及面积效应	71
第二节 种群及动态的类型	73
一、三种主要的种群类型	73
二、种群动态的类型	74
第三节 具有空间结构的种群动态	78
一、对具有空间结构的种群动态的研究简介	78
二、集合种群动态及实例	80
第四节 种群的周期性变动	86
一、概念	86
二、昆虫种群数量周期性波动的例子	88
三、有关种群周期性波动的假说	91
主要参考文献	94
第五章 濒危昆虫与生物多样性保育	98
第一节 昆虫的多样性	98
一、昆虫的多样性极其丰富	98
二、昆虫多样性的重要性	99
三、昆虫多样性的梯度分布	101
第二节 昆虫物种灭绝的状况	103
第三节 造成昆虫物种濒危的原因与生物多样性的保育	105
一、稀有种与濒危种	105
二、稀有种与小种群范例	109
三、濒危与下降种群范例	111
第四节 生物多样性保育的理论基础	114
主要参考文献	118
第六章 种群数量激增与害虫爆发	121
第一节 仅有极少种昆虫是害虫	121
第二节 什么昆虫会成为害虫	122

一、植食性害虫的特征	122
二、作物引种所导致的爆发	123
三、农事耕作促进了害虫的危害	124
第三节 昆虫爆发的一般理论及分类	124
一、对于爆发原因的几种假说	124
二、关于爆发的一般理论	125
三、关于爆发的分类	129
四、如何确定分类等级	130
主要参考文献	132
第七章 种群扩散与生物入侵	135
第一节 生物入侵是一个复杂的链式过程	135
一、生物入侵是一个链式过程	136
二、昆虫的扩散	140
第二节 很多重要的入侵种是昆虫	149
一、世界上最具有危害性的 100 个入侵外来种中的昆虫	149
二、我国的外来入侵动物中的昆虫	150
三、我国进境植物检疫危险性病、虫、杂草名录中的昆虫	151
四、我国潜在的植物危险性病、虫、杂草名单中的昆虫	154
第三节 什么样的昆虫会成为成功的入侵者	154
第四节 一个昆虫成功入侵的例子——火蚁	158
一、入侵蚁类及其一般特征	159
二、扩散和定殖	159
三、被侵入的生境特征	160
四、入侵蚁对土著蚁的影响	161
第五节 对生物入侵, 防重于治	162
一、防重于治	162
二、适生区分析	165
主要参考文献	168
第八章 全球变化与昆虫种群动态	172
第一节 全球气候变化	172
一、CO ₂ 浓度的变化	172
二、陆地表面温度的变化	172
三、降水的变化	173
四、气候变异性及极端气候事件的变化	173
第二节 全球气候变化对陆地生物类群的影响	175
一、分布区的变化	175

二、种群增长与害虫爆发	179
三、物候的变化	183
四、种间关系的变化	184
五、全球变化与物种灭绝	185
主要参考文献	186
第九章 种群动态的数学模型和模拟	188
第一节 模型类型及作用	188
一、什么是数学模型	188
二、建立数学模型的作用	188
三、模型的类别	189
四、种群模型的发展史	190
第二节 理论模型	192
一、种群的内禀增长力 (r_m)	192
二、种群的指数增长	195
三、种群的逻辑斯蒂增长	197
四、带有时滞的逻辑斯蒂方程	202
五、May 对单一种群简单模型的定性分析	203
六、种群增长的随机模型	204
第三节 种群数量的动态模拟	206
一、种群系统	206
二、建模的一般步骤及灵敏度分析	210
三、回归模型	211
四、矩阵模型	213
第四节 具有空间属性的数学模型	222
一、Levins 经典集合种群模型	225
二、结构化集合种群模型	225
三、关联函数模型	226
主要参考文献	228
第十章 密度制约作用及种群调节理论	232
第一节 密度制约作用	232
一、定义	232
二、测定方法	232
第二节 种群调节理论	244
一、最早的种群调节理论——生物学派和气候学派及其论战	244
二、关于种群调节的现代综合理论	252
主要参考文献	256

第十一章 昆虫的种群遗传与进化	259
第一节 种群的遗传与变异	260
一、种群的遗传结构与遗传分化	260
二、种群的遗传多样性检测	264
三、种群遗传学中的最新理论——溯祖理论	268
第二节 集合种群的遗传学与进化	271
一、集合种群结构和动态对遗传和进化的影响	272
二、种群遗传结构对集合种群动态的影响	275
第三节 入侵种群的遗传学及快速进化	277
一、入侵过程中种群的遗传多样性变化	277
二、入侵种群快速适应性进化的遗传基础	280
三、昆虫入侵种群遗传学研究实例	282
主要参考文献	284

第三部分 种间关系

第十二章 昆虫与植物的相互关系及其协同进化	291
第一节 昆虫的植食性	291
一、昆虫的宿主植物专化性	291
二、植食性昆虫需要克服的障碍	294
三、植食性昆虫的取食策略	294
四、植物的防御	295
五、植食性昆虫对植物的适应	302
六、植食性昆虫与植物相互关系的几种假说	306
第二节 昆虫与植物的互惠共生	310
一、传粉昆虫与开花植物	310
二、蚂蚁与喜蚁植物	312
第三节 植物的捕虫性	313
第四节 昆虫与植物的协同进化	313
一、协同进化的定义	313
二、昆虫与植物的协同进化方式	315
三、昆虫与植物协同进化的研究进展	319
主要参考文献	323
第十三章 两个相互竞争的物种	326
第一节 Lotka-Volterra 的竞争模型与竞争排斥原理	326
一、Lotka-Volterra 的竞争模型	326
二、Lotka-Volterra 竞争模型的试验论证	329
三、包含稀释项的竞争模型	334

四、带有时滞的竞争模型	336
五、生态位理论	337
六、竞争排斥原理	339
第二节 资源分配与 Tilman 模型	342
一、Tilman 模型	342
二、似然竞争	344
第三节 竞争能力的进化	345
第四节 环境的时空异质性与物种共存	346
主要参考文献	347
第十四章 捕食者（广义）与猎物种群的相互关系	350
第一节 捕食者-猎物数学模型	351
一、Lotka-Volterra 的捕食者-猎物模型及其发展	351
二、Nicholson-Bailey 的寄生者-宿主模型及其发展	358
第二节 功能反应、数值反应和联合作用	369
一、功能反应	369
二、功能反应对种群的调节作用	371
三、数值反应及其与功能反应的联合作用	373
四、包含功能反应及数值反应的数学模型	375
第三节 具有空间结构的捕食者-猎物系统	376
一、捕食者-猎物集合种群模型	376
二、在离散空间中，具有局域迁徙的种群动态	378
第四节 对捕食者和猎物的选择压力和适应辐射	380
一、“精明”的捕食者和“能有效逃跑”的猎物	380
二、适应辐射	383
主要参考文献	384

第一部分 种群的空间格局

第一章 种群的空间格局

第一节 空间格局的定义及其研究意义

种群的空间格局 (spatial pattern) 指某一种群的个体在其生存空间的分布形式, 即有机体在空间定位的图式 (如聚集与否)。

种群空间格局的名称甚多, 也不尽统一, 如空间分布 (spatial distribution)、空间图式或空间格局 (spatial pattern)、空间分布图式 (spatial distribution pattern) 等。空间分布图式实际上包含两个含义: 分布指的是统计学上变量的概率分布 (如负二项分布等, 详见方法部分); 图式指有机体在空间定位的样式。

从种群的定义 (种群指在一特定时间里, 占据一定空间的同一物种的有机体的集合) 可以看出, 数量、空间和时间三者密不可分。种群生态学研究的核心是种群大小 (或密度) 在时空域中的动态规律 (即种群的个体在三维空间里的分布沿着时间轴的运动) 及其调节机制。空间和时间是一个硬币的两个面, 只是为了叙述方便, 才将其分为两部分来讨论。这一部分重点介绍空间格局的形式和测定方法, 在第二部分讨论种群的数量变动。

空间格局的研究, 无论在理论生态学方面还是在应用方面都十分重要。

空间格局是种群的重要属性之一。不同的种群, 甚至同一种群在不同季节、不同环境条件下, 其空间格局可以是不同的。首先, 它是由物种的生物学特性和生境条件所决定。假设一个物种的个体间相互吸引, 就会出现聚集现象; 个体间相互独立, 就会出现随机分布; 个体间相互排斥, 就会出现均匀分布。物种的生物学习性, 如雌虫产卵地的选择, 卵是散产的还是成为卵块, 幼虫从卵块孵出以后的迁移能力等, 都将影响种群的聚集度。同时, 环境的同质性或异质性, 也必然影响种群的空间分布图式。

空间格局的研究, 可以揭示种群的空间结构以及种群下结构的状况, 即了解在一个种群之中有无个体群 (colony) 的存在, 分布的基本成分是单个的个体还是个体群。如果有个体群的存在, 其分布形式如何, 所占的面积又有多少。在个体群之内, 个体又是如何分布的。这些显然都是生态学家们很感兴趣的问题, 也是深入了解种群的结构、动态和调节机制所必须研究的基础内容之一。

总之, 作为重要的理论生态学问题, 它要揭示的是空间格局形成与变化的机制、因种群密度变化而产生的空间格局的变化、重要环境变量对分布的影响、空间动态与数量时间序列动态的关系、两个或两个以上种群间的空间关系等。它也是研究种群调节、空间行为等的基础。

此外，它也是抽样技术的理论基础。现代生态学从定性到定量研究的飞速发展的技术原因有二：其一是计算机技术的应用，使分析、计算手段发生了飞跃；其二是空间分布格局和抽样技术的研究，使我们可以获得准确的调查资料。分布格局的研究，使我们可以确定在不同允许误差、不同密度下的抽样数、最适样方大小、序贯分析的适宜方程以及按发生频率指标粗略估计种群密度等。通过空间格局的研究，还可以确定资料代换的方式以满足统计处理的需要。因而，空间格局的研究，也是实验生态学和野外生态学研究的基础。

第二节 种群空间格局的形式

一、独立种群或局域种群的空间格局

种群的空间格局，可以说主要的有三种（图 1-1）：第一种是个体在种群里是均匀分布的（uniform），也就是说如果取样的话，任何一个样方里它的种群密度都是相同的（这一种是非常少见的，所以在以后就不再详细讨论了）；第二种是随机分布（random），即个体落在整个空间里的任何一个点的概率都是相同的；第三种是聚集的（aggregated），也就是说这些个体聚集在一起，形成个体群（colony）。另一种说法，就是如果某一个样方里有了这种昆虫的个体的存在，那么另一个昆虫落到这一个样方里的概率就会多一些。这里主要说的是三种不同的图式，或者说是格局。

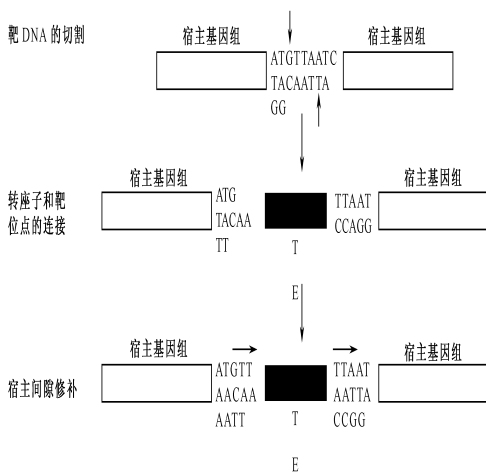


图 1-1 常见的种群空间格局（仿 Krebs 1999）

但是，研究种群的空间格局，可以从不同的尺度来研究。在过去的几十年

里，对空间格局的主要的研究是在小尺度上进行的。譬如说，一块麦田里的蚜虫的分布，或者是舞毒蛾在一片森林里的分布。当时，进行这种研究的目的是性是很强的，主要是针对农林害虫，研究的目的是如何进行调查，确定害虫的密度，以决定是否进行防治，或检测生防效果。当然，在理论研究上也是非常重要的，以确定种群的聚集程度及相应的密度制约效应。但是，近几年来由于大家日益认识到了生境破碎化对种群所带来的影响，在空间生态学中产生了一个新的发展很快的分支，即空间生态学。它的一个主要支柱就是集合种群生态学，讲的是在破碎生境中的种群，简单地说，它研究的是“种群的种群”。一个种群被分割成很多小的局域种群（local population）。一些局域种群会灭绝，但同时又有一些空的生境斑块会被再占据（re-colonization），这样就形成了此起彼伏的一个动态平衡。所以这是一个重要的发展，在后边将作详细介绍。

二、集合种群

近年来，生物多样性的保育已成为生态学界以致全社会关注的热点。人类干预而造成的生境破碎化是造成生物多样性丧失的主要原因。栖息地破碎化被认为是物种灭绝及物种多样性丧失的最主要原因之一。随着人类活动的增加，自然生境比以往更加迅速地破碎化，栖息地斑块也变得越来越小，彼此之间也越来越孤立（图 1-2）。栖息地破碎化明显地改变了许多物种的种群结构及动态，其中在破坏比较严重的景观中生存的一些物种可能会以集合种群的形式续存（徐汝梅 2000）。

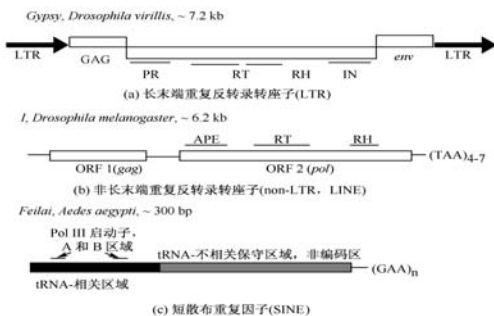


图 1-2 生境破碎化后形成具有不同隔离程度的生境斑块网络
[转引自 Sharov (<http://www.ento.vt.edu/~sharov/>)]

集合种群（metapopulation）的理论和研究方法是在 20 世纪后期建立并迅速发展的。许多经验性例证已经证明，集合种群理论比较适于研究在破碎化景观中生存的种群的空间结构及动态。目前越来越多的生态学家认为，自然种群应该从

集合种群的水平上来研究。此外，集合种群理论在预测破碎化景观中的种群的续存方面具有可靠性，因此，集合种群理论在保护生物学中也有很重要的地位。

有关集合种群（又译作异质种群）的理论和方法的文章在近二、三年急剧增加，在 *Nature* 和 *Science* 中均有介绍。代表性的专著则是 Hanski 和 Gilpin 于 1997 年出版的《集合种群生物学——生态学、遗传学和进化》及 Hanski 于 1999 年出版的《集合种群生态学》。

关于集合种群的定义及条件，Hanski 和 Gilpin (1997) 认为：集合种群为离散局域种群 (local population) 之集合。局域种群间有扩散，其种群周转率大小如何可以不予考虑。但是，一个没有周转和扩散的系统不能被认为是一个集合种群。

Hanski (1999) 提出了为了维持集合种群持续生存的 4 个必要条件，它也是更好地界定集合种群的有用的条件。

[条件 1] 离散的局域繁殖种群

适宜生境 (suitable habitat) 以离散斑块的形式存在，后者可被局域繁殖种群所占用。例如，对芬兰的庆网蛱蝶 (*Melitaea cinxia*) 来说，斑块的平均面积为 0.13 hm^2 ，中数为 0.03 hm^2 ，最大面积为 3.0 hm^2 ($n=1502$)。大致有 60% ~ 80% 的蛱蝶在出生地度过全部成虫期。

[条件 2] 所有的局域种群均有灭绝的风险

即使最大的局域种群也有灭绝的可能；否则，就是大陆与岛屿类型的集合种群。1994 年该例中有 377 个现存的局域种群，其中最大的一个有 500 头蛱蝶。类似大的局域种群有灭绝的前例，如 1991 年有一个局域种群有大约 2000 头蛱蝶，1994 年消失了，次年又重建了。

[条件 3] 局域种群有重建的可能

生境斑块不过于隔离，以致不能重建；否则，集合种群将趋于全局性的灭绝，属于非平衡集合种群的类型。重建率随斑块间距离的增大而锐减。重建率也与成虫迁飞的能力有关。在芬兰的例子中，适宜生境斑块间的平均最小距离为 240 m (中数为 128 m，最大距离为 3870 m)，而庆网蛱蝶运动的平均距离为 590 m (中数为 330 m，最大距离为 3050 m)。

[条件 4] 局域动态的非同步性

各局域种群的动态不能是完全同步的；否则，整个集合种群持续存在的时间不会比具有最小灭绝风险的局域种群存在得更久。该研究中，种群动态在 $5 \text{ km} \times 5 \text{ km}$ 范围内表现出明显的同步性。在整个集合种群的尺度上，可见不同局域种群具有相反方向的动态。

以上的研究结果可以表明，庆网蛱蝶符合相应定义及条件，可以认为庆网蛱蝶在自然界是以集合种群的形式存在的，以集合种群的理论和方法进行研究是适宜的。我们研究的大网蛱蝶和金堇蛱蝶也均以集合种群的形式存在 (见第四章)。

第三节 种群空间格局的测定方法

一、独立种群或局域种群空间格局的测定方法

(一) 第一类：频次比较的方法

[方法一] 频次比较的方法

以实测频次分布与一定概率型的理论频次分布进行 χ^2 测定，以确定该种群的空间分布是否符合该概率型。常用的概率分布型有泊松分布、奈曼分布、正二项分布、负二项分布等。其他一些分布型从略，可参看徐汝梅（1987）、Gates 和 Ethridge（1972）及 Patil 等（1971）的论著。其中最常用的是负二项分布（negative binomial distribution），其指数 k 或 $1/k$ 通常被用作聚集指数。其使用前提是：首先要检查数据是否符合负二项分布；所比较的数据组之间应具有同样的种群密度和样本大小。原因是 $1/k$ 受到种群密度和样本大小的影响（Krebs 1999, Myers 1978）。由于这些条件很难被满足，Krebs 不推荐使用此方法。

(二) 第二类：用方差（ V ）与平均密度（ m ）描述聚集的程度

[方法二] David 和 Moore（1954）的方法

由频次分布的理论可知， V/m 是否大于 1 可以作为聚集的一个度量。因此，David 和 Moore 建议用 I 作为聚集度指标：

$$I = V/m - 1$$

当 $I=0$ ，随机分布； $I<0$ ，均匀分布； $I>0$ ，聚集分布。此指标适于比较两个物种的聚集度，或同一物种在两个不同地区的种群的聚集度。

[方法三] Cassie（1962）的指标 C

指标 C 为负二项分布参数 k 的倒数。

$$C = \frac{V - m}{m^2}$$

其性质与 k 相同，仅因采用倒数后 $C=0$ 为随机分布， $C<0$ 为均匀分布， $C>0$ 为聚集分布。 C 越大聚集度越高，比较符合习惯。

[方法四] Morisita（1962）的扩散指数及其改进型

Morisita（1962）提出了一个扩散指数 I_d 。

$$I_d = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{\left(\sum x \right)^2 - \sum x} \right]$$

式中， n 为样本大小。

可用 χ^2 测定来确定其是否是随机分布。

$$\chi^2 = I_d \left[\sum x - 1 \right] + n - \sum x \quad (\text{自由度 } d.f. = n - 1)$$

这个指数相对独立于种群密度，但被样本大小所影响。

Smith-Gill (1975) 改进了这个方法，使之标准化，取值从 $-1 \sim 1$ 。但计算过程太过繁琐 (Krebs 1999)，故从略。

[方法五] Green (1966) 的扩散系数

$$\text{Green 的扩散系数} = \frac{(s^2 \sqrt{x}) - 1}{\sum (x) - 1}$$

系数值 < 0 为均匀分布；系数值 > 0 为聚集分布。

Myers (1978) 认为 Green 系数是测定空间格局的最好的方法之一。在模拟实验中，此系数几乎独立于种群密度及样本大小。

Krebs (1999) 总结了这几种方法的特征，见表 1-1。

表 1-1 独立种群或局域种群空间格局的测定方法的特征

	均匀分布的 最大期望值	随机分布的 期望值	聚集分布的 最小期望值
方差/均值比值	0	1	$\sum x$
$1/k$	$-1/x$	0	$n-1/x$
Green 系数	$-1/\left[\sum x - 1\right]$	0	1
Morisita 系数	$1 - \left[\frac{n-1}{\sum x - 1}\right]$	0	n
改进 Morisita 系数	-1	0	+1

[方法六] Taylor (1984, 1978, 1965, 1961) 的方法

Taylor 从大量的生物资料中总结出下列方差 (s^2) 与均值 (m) 的经验公式

$$\lg s^2 = \lg a + b \cdot \lg m$$

即 $s^2 = a \cdot m^b$ ，称为 Taylor 的幂的法则 (power law)。

b 显示当平均密度增加时方差的增长率。因而它是聚集度对密度依赖性的一个测度。

当 $\lg a = 0$, $b = 1$, $s^2 = m$ ，种群在一切密度下随机分布。

当 $\lg a > 0$, $b = 1$, $s^2/m = a$ ，种群在一切密度下均是聚集的，但不具聚集度的密度依赖性。

当 $\lg a > 0$, $b > 1$, $s^2/m = am^{b-1}$ ，种群在一切密度下均是聚集的，且具密度依赖性。

当 $\lg a < 0$, $b < 1$ ，密度越高种群分布越均匀。

这种方法很简单。先求出各样本的平均值和方差，再以平均值的对数值为横

坐标，以方差的对数值为纵坐标作图，并求出截距和斜率。计算很省事，仅仅作一个简单线性回归就可以了。

聚集度指标 $\lg a$ 和 $\lg b$ 反映了有关有机体的内在属性。如图 1-3 所示，欧洲玉米螟的四个田间样本，三个样本符合三种不同的分布型，一个样本均不符合。但四个样本均符合 $s^2 = 1.5 m^{1.25}$ 。此方法对抽样要求不严。作频次分布时，一个样本内的样方数一般不得少于 100。在作白粉虱成虫分布图式的研究中，我们一般取 180 个样方（株）作为一个样本，但其中有三个样本仅取 30 株或 20 株。用 Taylor 方法时，从图 1-4 可以看到，所有各点均能很好地符合在回归线上 ($r=0.9236$)。从我们的实践经验看，作 $\lg s^2 = \lg a + b \cdot \lg m$ 回归时，经常是拟合得非常好，相关系数往往相当高。

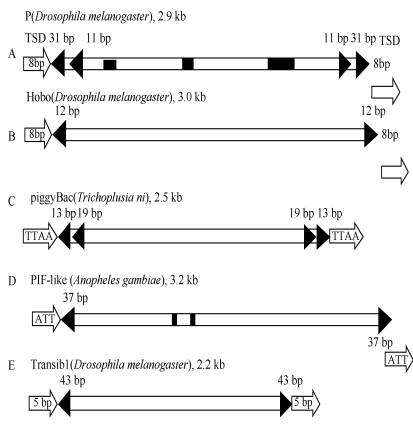


图 1-3 欧洲玉米螟田间样本示意图
(引自 Taylor 1965)

- A. 泊松分布； B. 负二项分布； C. 均不符合；
D. 奈曼 A 型分布； 均符合 $s^2 = 1.5 m^{1.25}$

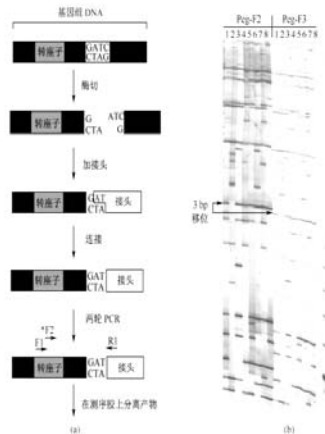


图 1-4 温室白粉虱成虫的 $\lg s^2 - \lg m$ 回归 (Taylor 法)

(三) 第三类：以平均拥挤度为指标

[方法七] Lloyd (1967) 的方法

Lloyd 关于平均拥挤度的定义为：在同一样方中，平均每个个体拥有多少个其他个体。意即平均每个个体与多少个其他个体在同一样方中。

如果用 m^* 表示平均拥挤度指标 (index of mean crowding)，则有

$$m^* = \frac{\sum_{j=1}^Q x_j (x_j - 1)}{\sum_{j=1}^Q x_j}$$

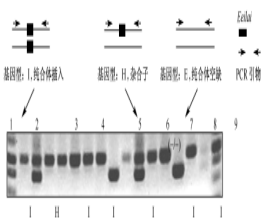


图 1-5 Lloyd 的平均拥挤度指标示例

$m^* / m = 1.33$ 。亦即，平均每一个个体有 1.33 个其他个体在同一样方中。

可知，
$$m^* = m + \left[\frac{\sigma^2}{m} \right] - 1$$

所以，在随机分布中 $\frac{\sigma^2}{m} = 1$ ； $m^* = m$ 。

Lloyd 定义平均拥挤度与平均密度的比值为聚集度指标 (m^* / m)。

$m^* / m = 1$ ，随机分布

$m^* / m < 1$ ，均匀分布

$m^* / m > 1$ ，聚集分布

这样，聚集度成为空间格局的一种属性，与密度无关。在比较两个种群时，虽然密度不同，却可以用以比较两个种群的聚集性。

[方法八] Iwao (1972, 1968) 的 $m^* - m$ 回归法。

Iwao 发展了 Lloyd 的方法。Lloyd 原先仅把他的指标局限地应用于连续生境的自由活动的有机体。Iwao 发现，对多种分布、对各种生境、样本单位， m^* 均可适用。且对同一物种的多个种群，其 m^* 与 m 关系一般可用这一简单线性回归方程来描述。

$$m^* = \alpha + \beta m$$

截距 α ：显示分布的基本成分。也就是说，在密度趋于无穷小时，一个个体可以期望和 α 个其他个体生活在同一样方内。 $\alpha = 0$ 时，分布的基本成分是单个的个体。 $\alpha > 0$ 说明个体间相互吸引，存在着个体群。 $\alpha < 0$ 则个体间互相排斥。

斜率 β ：指出基本成分的分布图式。 $\beta = 1$ 、 $\beta > 1$ 和 $\beta < 1$ 分别代表基本成分（个体群）的随机分布、聚集分布和均匀分布。

现在，以温室白粉虱的数据为例，将 7 组数据分别求出 m^* 及 m 后，作简单线性回归(图 1-6)，

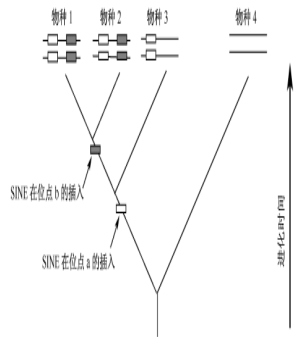


图 1-6 温室白粉虱成虫的 $m^* - m$ 回归

$$m^* = \alpha + \beta m$$

$$\alpha = 2.282 \quad \beta = 4.560$$

得

$$m^* = 2.282 + 4.56 m$$

由此可知, $\alpha=2.282$, 种群空间图式的基本成分是个体群; $\beta=4.56$, 基本成分的分布格局是聚集型的。可见, Iwao 的方法除说明种群空间图式是否聚集以外, 还可提供更多的有关空间格局的信息。

Iwao 在 1968 年提出了分析动物种群聚集图式的新回归方法。在 20 世纪 70 年代中期, 此方法从理论探讨到各方面的应用已达成熟, 使分布图式及抽样技术的研究有了进一步的发展。

此方法计算较简单, 克服了频次分布方法的缺陷, 应用广泛。尤其对种群空间格局的机制和种群空间结构提供了信息, 这就为理论生态学的研究提供了有力的工具。但是, 在实际拟合时, $m^* - m$ 常常不呈现出线性关系。

二、对独立种群或局域种群空间格局测定方法的评价

(一) 频次比较的方法不能反映空间格局

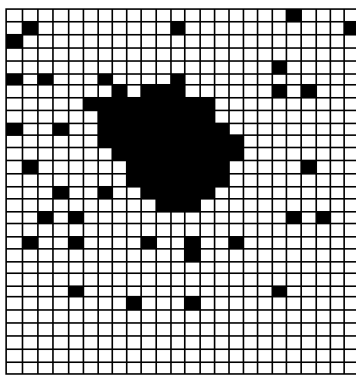
从图 1-1 可看到常用的空间图式。人们过去常常将各种空间分布型与种群的空间格局相对应。如, 认为正二项分布对应于种群的均匀分布; 泊松分布对应于种群的随机分布; 奈曼分布和负二项分布均对应于种群的聚集分布, 并分别对应于种群的核心分布和嵌纹分布。

频次比较的方法已有较长的研究历史, 方法成熟, 对资料代换、抽样技术、序贯分析等都有较全面的论述。这种方法在我国早已介绍过, 并在多种害虫的空间分布型研究中已予应用。其主要缺点如下。

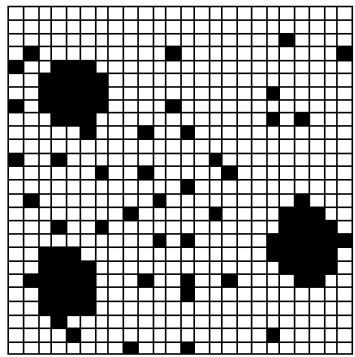
1) 理论分布型与空间图式之间很难绝对地一一对应。由于理论模型甚多, 一个物种常可以符合两个或两个以上的理论分布模型, 甚至一个样本就可以符合两种以上的理论分布模型。这就使得对它的生物学解释、资料代换、确定理论抽样数和序贯分析等造成了困难。一种分布有相应的一套公式, 你选择哪一种?

实际上, 问题是这种方法只能反映样方中昆虫(或其他生物)个体数的分布频率, 它不可能反映种群的空间格局。假设我们在一块田地中取样, 我们取了 n 行 m 列的作物, 并从上部第一片叶子查到底部最后一片叶子上的虫量。我们得到的实际上是以叶片为单位的一个三维的、立体的数量分布。然而, 由于防治或研究的需要, 人们往往以植株为抽样单位。我们在数据整理后, 得到的是一个二维的单位植株虫量的分布图。然后, 按照作理论分布型的拟合的需要, 将数据整合成无虫的有 x 株、一头虫子的 y 株、二头虫子的 z 株……两维空间关系被打乱, 变成了一维的频次分布。

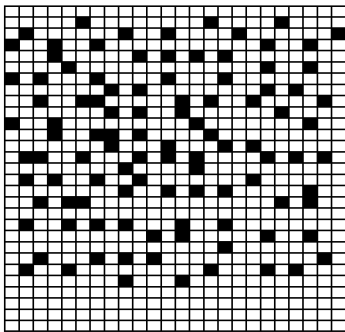
反过来, 为了证明这一点, 我们也可以用同一频次分布的数据绘成截然不同的空间格局(图 1-7)。



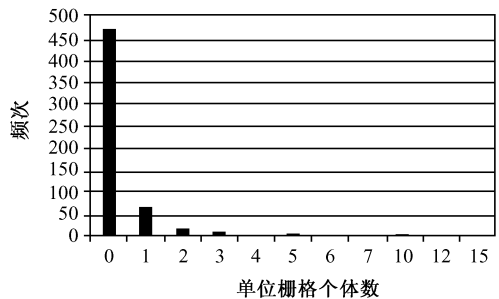
(a)



(b)



(c)



(d)

图 1-7 同一频次分布的数据

(a) 一个大斑块；(b) 3 个小斑块；(c) 无斑块；(d) 不同形式的空间格局均可源自同一频率分布。

2) 计算复杂，因为理论模型甚多，计算起来十分费力。当然，用计算机可以部分地解决这个问题。

3) 这种方法是以概率分布为基础的，因此，对种群的空间结构、造成这种分布的机制等，则不能提供更多的信息。故应用在生态学研究中有限性。

4) 对一些聚集度很高、数据非常离散的昆虫种群，则很难拟合。

(二) m^* - m 间往往是非线性的——改进的 m^* - m 模型

在实际拟合时， m^* - m 常常不呈现出线性关系（徐汝梅等 1984）。原因如下。按照 Iwao 的方法，如果每个样方的基本成分的分布符合分布 $g(x)$ ，均值为 m_b ，方差为 σ_b^2 。每个基本成分内的个体数具有另一分布 $f(x)$ ，均值 m_c 和方差 σ_c^2 。则每个样方内个体数的分布可利用广义分布得到。利用其均值 m 和方差 σ^2 ，可得到如下关系

$$m^* = m_c^* + (m_b^* / m_b) m$$

由此可知, m_c^* 即为 α , m_b^* / m_b 即为 β 。Iwao 也提出, 仅当 m_c 、 m_c^* 及 m_b^* / m_b 在一定密度范围内为常数时, m^* 和 m 间才为线性关系。

实际拟合时, 由于密度范围较大, β 可以不是常数。以 20 个温室白粉虱种群不同虫态时具有的聚集指标 β 为例。10 组高密度种群的 β 值与 10 组低密度种群的 β 值不同 (表 1-2)。

表 1-2 密度不同时, 不同虫态的温室白粉虱 $m^* - m$ 关系中的 β 值

虫态	成虫	卵	三龄若虫	蛹壳
全部 20 个种群	3.4508	1.5894	1.1419	1.2438
低密度 10 个种群	8.1386	1.2933	1.8922	3.0533
高密度 10 个种群	2.7203	0.7918	0.9534	1.2985

β 值在高密度时降低了, 说明当种群密度升高时, m^* 随 m 值的上升的速度减低了。这个结果与我们在实验室中的实际观测和田间经验是吻合的: 当虫口密度相当大, 到处都是虫子的时候, 样方间的虫口数量之差相对减少了。

这样, Iwao 的方法就有一定的局限性。在实际应用时, 由于以线性关系代替非线性关系使参数估值有较大偏离, 因而必定影响对种群空间图式的评定。

徐汝梅等 (1984) 将 β 作为种群密度的函数来处理

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

这样, 改进的 Iwao 模型就是

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

式中, α' 为每个基本成分中个体数分布的平均拥挤度; β' 为在低密度下基本成分分布的相对聚集度; γ 为基本成分分布的相对聚集度随种群密度变化而变化的速率。

这样, 新的方程所表达的数学模型既可用于 $m^* - m$ 呈线性关系时, 也同样可适用于 $m^* - m$ 呈非线性关系时, 因而更具一般性。若种群属于随机分布或近似于随机分布时 ($\alpha' \rightarrow 0$, $\beta' \rightarrow 1$, $\gamma \rightarrow 0$), 改良模型可以被原 Iwao 模型所代替或近似。若在某些种群中, 种群密度对基本成分的相对聚集度没有影响 (即 $\gamma \rightarrow 0$), 则改进模型就是原 Iwao 模型。图 1-8 显示了两种方法对温室白粉虱的拟合。

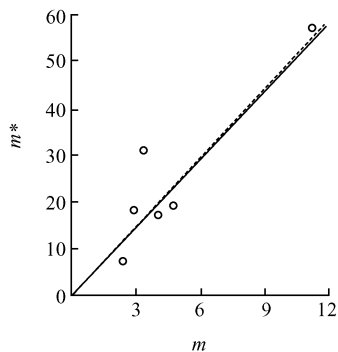


图 1-8 按方程 $m^* = 2.282 + 4.56 m$ (—) 及 $m^* = 2.6051 + 4.3909 m + 0.0313 m^2$ (---), 配合温室白粉虱成虫 $m^* - m$ 关系时的比较。

图中。为实测点 (以植株为抽样单位)

(三) Iwao 与 Taylor 的方法是相关联的

按照 Iwao

$$m^* = \alpha + \beta m$$

按照 Taylor

$$s^2 = am^b$$

Lloyd (1967) 指出

$$m^* = m + \frac{s^2}{m} - 1$$

可以推导出

$$m^* = m + am^{b-1} - 1$$

因此, 只有当 $b=1$ 或 2 时, m^* 与 m 的关系才是线性的。所以, Iwao 的方程只是 Taylor 方程的一个特例。这也说明了为什么 Taylor 的方法拟合得更好。我们对温室白粉虱的例证研究也证明了这一结论, m^* 与 m 的关系通常是非线性的。 b 值越高, 非线性越强。实际观测中, 可以看到, 种群密度越高时相对的聚集程度越降低 (徐汝梅 1990, Xu 1985)。

三、集合种群的测定方法

(一) 野外工作

为了进行集合种群生态学研究, 至少应做以下有关野外工作:

1) 定义系统边界。重要的是要确定所研究的系统的相对封闭性。若系统过分开放, 与邻近系统有过多的个体及基因交流则会影响到对集合种群的界定及研究结果的准确性。

2) 确定各斑块为生境或非生境斑块。以网蛱蝶为例 (徐汝梅 2000), 研究中的各块干草地, 有的适合于网蛱蝶生存, 有的却不适宜。

3) 测定斑块面积及空间位置。用全球定位系统 (GPS) 进行斑块的空间定位, 测定各斑块的面积。绘图或用地理信息系统 (GIS) 的技术标出各斑块的形状和位置。

4) 调查所有生境斑块中目标物种的存在与否。为了做更深入的研究则应做种群密度调查。

5) 随时间重复调查, 如在网蛱蝶例子中每年至少调查一次。

6) 通过标记-重捕技术测出蛱蝶的扩散距离。

(二) 数据分析

最重要的是找出斑块面积、隔离程度与局域种群灭绝及重建之间的关系。通

过已获得的数据，做出以下关系图（如图 1-9，为示意图），则可以找到它们之间的关系。

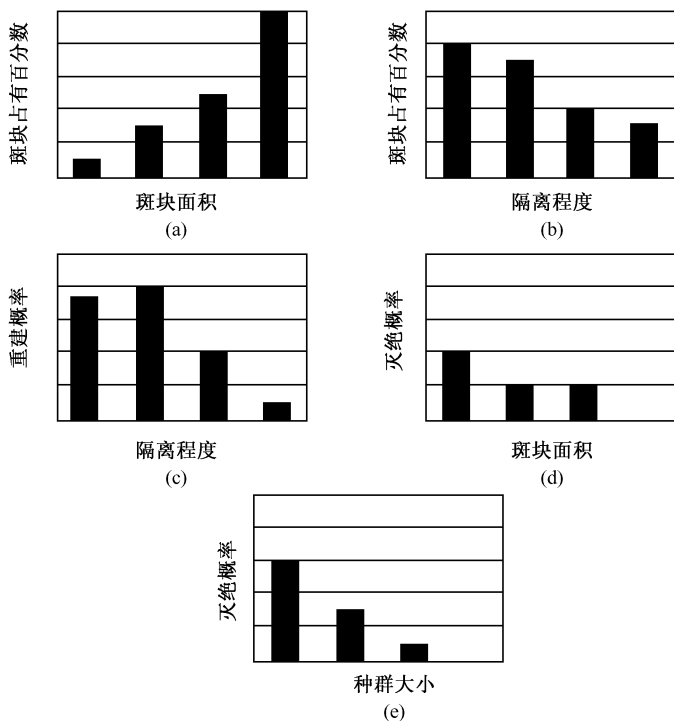


图 1-9 斑块面积、隔离程度、局域种群大小与灭绝概率、重建概率、斑块占有百分数之间的关系示意图

一般可以表达出下列关系：

- 1) 斑块面积-斑块占有百分数 [图 1-9 (a)]。
- 2) 隔离程度-斑块占有百分数 [图 1-9 (b)]。
- 3) 隔离程度 (m, km)-重建概率 [图 1-9 (c)]。
- 4) 斑块面积 (m^2, hm^2)-灭绝概率 [图 1-9 (d)]。
- 5) 种群大小-灭绝概率 [图 1-9 (e)]。

从图 1-9 即可看到一些规律，如斑块面积越大，其被网蛛蝶占有的百分数就越高 [图 1-9 (a)]；斑块之间的距离越远，被占有的百分数就越低 [图 1-9 (b)]。

(三) 讨论

1. 这一方法更强调的是对生态过程的了解，而不仅仅局限于空间格局本身

通过这一探讨可以了解：

1) 灭绝概率。随种群数量的下降而上升, 随临近斑块中蛱蝶数量的减少而上升, 随拟寄生蜂密度的上升而上升, 随家畜牧食强度的增长而上升。

2) 迁出率。随斑块面积的减小而上升, 随同物种个体数的减少而上升 (阿里氏效应)。

3) 迁入率。随蜜源植物的减少而减少, 随斑块面积的减小而减少。

4) 斑块占有率。斑块面积及宿主植物的丰度起正效应, 隔离程度及家畜的牧食起负作用。

2. 种群空间结构问题

Hanski 等 (1997) 将网蛱蝶的种群结构分为 4 个空间单位。

1) 同胞幼虫群 (group of full-sib larvae)。该物种的幼虫是聚集的。

2) 同一草地 (斑块) 中的所有幼虫群。平均每斑块中有 3.4 群, 认为这相当于一个局域种群。

3) 半独立斑块网络 (semi-independent patch network, SIPN)。研究区域中共有 127 个, 每个网络平均含有约 12 个斑块, 认为每个网络大多是一个独立的集合种群。

4) 超种群 (mega-population)。超种群为集合种群的集合, 在此例中为 127 个网络的总和。

但问题是: ①生境斑块与非生境斑块有时难以区分; ②局域种群难以界定。原因有二: 其一, 迁飞图式极其复杂多变; 其二, 到底斑块间个体的交换率到多少可以认为它们仅仅是一个种群, 并不存在局域种群问题, 少到多少可以认为它们是许多个被分离的种群。③网络是一个景观概念, 而集合种群是一个生物学概念。与区分局域种群一样, 这里又涉及网络间的个体交换问题, 如何确定特定的一个网络是独立的还是不独立的。作为集合种群生态学, 难于准确地界定局域种群或集合种群, 终究是一种遗憾。

对此, Hanski (1999) 也曾专门论述到: “人们常被要求从实际意义上来定义集合种群。然而, 由于环境斑块化, 以致斑块化种群结构像万花筒一样让人眼花缭乱。我们的任务并不注重于把物种归到哪一类中去 (实际上任何物种都难于完全符合于某一特定类别), 而是去找到领悟其生物学及预测其动态的方法。真正的问题是: 集合种群这一探索是否有用?” 我们的回答是肯定的。

3. 特点

这种方法相对比较简便。实际上, 最重要的也就是每年调查一遍各斑块是否被网蛱蝶所占据。芬兰全部近 2000 个斑块只需 20~30 个学生在秋天调查一次。虽然简便, 却可以有效地研究大尺度、多斑块中局域种群的消亡、建群规律, 并进行集合种群动态的预测。而且, 它能阐明重要生态过程的时空规律。应该说,

这是空间生态学、种群生态学以至生态学领域中最新、最重大的开拓之一。其特点在研究大尺度、多斑块、高种群数量、高周转率的集合种群中充分显示了优越性,在探讨破碎化生境下生物多样性的保育方面有巨大应用前景。反过来,对小尺度、数量少、周转慢的种群,特点就有可能变成弱点。

因而,在种群研究中,并非所有的研究对象都符合并适用于集合种群的概念及方法,也不能说应用了这一理论及方法的就是高水平的、前沿的。最终判断研究水平的还要看研究的成果是否可以使人们更深入地了解种群时空动态规律及调控机制。

主要参考文献

- 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. 336
- 徐汝梅. 2000. 通过网蛛蝶的例证研究试论集合种群的理论和方法. 昆虫学报, 43: 8~12
- 徐汝梅, 李兆华, 李祖荫等. 1980. 温室白粉虱成虫空间分布型的研究. 昆虫学报, 23: 265~275
- 徐汝梅, 刘来福, 丁岩钦. 1984. 改进的 Iwao m^*-m 模型. 生态学报, 4: 1~8
- 张大勇, 雷光春. 1999. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, 7: 81~90
- Cassie R M. 1962. Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. J Anim Ecol, 31: 65~92
- David F N, Moore P G. 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. Ann Bot Lond N S, 18: 47~53
- Gates C E, Ethridge F G. 1972. A generalized set of discrete frequency distributions with FORTRAN program. Math Geology, 4: 1~24
- Green R H. 1966. Measurement of non-randomness in spatial distribution. Researches in Population Ecology, 8: 1~7
- Hanski I. 1998. Metapopulation Dynamics. Nature, 396: 41~49
- Hanski I, Gilpin M E. 1997. Metapopulation Biology: ecology, genetics and evolution. San Diego: Academic Press. 512
- Hanski I. 1999. Metapopulation Ecology. UK: Oxford University Press. 313
- Iwao S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res Popul Ecol, 10: 1~20
- Iwao S, Kuno E. 1968. Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance. Res Popul Ecol, 10: 210~214
- Iwao S. 1972. Application of the m^*-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res Popul Ecol, 14: 97~128
- Iwao S. 1977. The m^*-m statistics as a comprehensive method for analyzing spatial patterns of biological populations and its application to sampling problems. pp.21-46. In: Morisita M. (ed.) Studies on methods of estimating population density, biomass and productivity in terrestrial animals. Tokyo: University of Tokyo Press
- Krebs C J. 1999. Ecological Methodology. 2nd ed. C.A. Addison Wesley Longman Inc. 620
- Lloyd M. 1967. Mean crowding. J Anim Ecol, 36: 1~30

- Morisita M. 1962. Id-index, a measurement of dispersal of individuals. *Researches in Population Ecology*, 4; 1~7
- Myers J H. 1978. Selecting a measure of dispersion. *Environ Entomol*, 7; 619~621
- Patil G P, Pielou E C, Waters W E. 1971. *Statistical Ecology. I: spatial patterns and statistical distributions.* Univ Park Pennsylvania; The Pennsylvania State University Press. 582
- Pielou E C. 1977. *Mathematical Ecology.* New York; Wiley & Sons
- Smith-Gill S J. 1975. Cytophysiological basis of disruptive pigimentary patterns in the leopard frog *Rana pipiens*
II: Wild type and mutant cell specific patterns. *J Morphology*, 146; 35~54
- Southwood T R E. 1978. *Ecological Methods.* 2nd ed. London; Methuen
- Southwood T R E, Henderson P A. 2000. *Ecological Methods.* 3rd ed. U K; Blackwell Science. 575
- Taylor L R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189; 732~735
- Taylor L R. 1965. A natural law for the spatial disposition of insects. *Proc XIIIth Inter Congr Ent*, 396~397
- Taylor L R. 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Ann Rev Entomol*, 29; 321~357
- Taylor L R, Wliwod I P, Perry J N. 1978. The density dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J Anim Ecol*, 47; 383~406
- Tilman D, Kareiva P. 1997. *Spatial ecology—the role of space in population dynamics and interspecific interactions.* New Jersey; Princeton University Press. 368
- Xu R M. 1985. Dynamics of within-leaf spatial distribution patterns of greenhouse whiteflies and its biological interpretations. *J Appl Ecol*, 22; 63~72

第二部分 种群的数量变动

前已述及，种群生态学的核心是种群的空间分布和数量变化。种群的数量在空间和时间上的变化及其机制，就是种群生态学研究的主要内容。

第一部分已经论述了种群空间图式。这一部分将暂不考虑种群数量在空间的分布，而仅仅讨论有关种群数量的一些问题。

在概念上，种群数量或种群大小（population size）与种群密度（population density）是等同的。从种群的定义来看，种群系指在一特定的时间，占据一特定空间的同种有机体的集合，它是有一定空间地域范围的。在一定空间范围内的种群数量也就是种群密度。

第二章 种群密度及其估值

种群密度，系指每单位面积或每单位体积中，该物种有机体的数量。例如，每平方米麦田中的黏虫幼虫数，或每立方米水体中的某水生昆虫数。在昆虫生态学研究，也常常以宿主植物为单位，如每株玉米上的玉米螟卵块数。由于作物的密度是已知的，以作物为单位的种群数量，也可以折算成以面积为单位的种群数量。

按上述含义，所指的种群密度系种群的绝对密度（absolute density）。对有的昆虫或某些虫态，要测定绝对密度，是不可能的或不经济的。例如，我们不可能确实地知道某一麦田中有多少只黏虫蛾。此时，我们可以测其相对密度（relative density），如每 10 个杨树枝把的诱蛾量。用相对密度仍然可以分析今天诱蛾量是否比昨天的多，或今年的诱蛾量是否比去年的多，从而找出蛾高峰，并估计发生程度，以进行害虫的预测预报。此类方法也很多，如网捕、灯诱、糖醋盆诱蛾等。其中有的方法，经过实践经验的累积，也可以用以折算绝对密度。如对红蝗（*Nomadacris septemfasciata*），可用机动车按一定路线行走，计数其惊起者。由于其效率大致稳定，途中的蝗虫约 75% 起飞，因而可以估计出绝对密度。但在昆虫种群生态学的研究中，要求是较严密的，所以仍以测定绝对密度为宜。因而，对测定相对密度的方法就不介绍了。

实践中，很难将一个种群的全部个体调查清楚。因此，往往用抽样的方法对总体进行估计。种群生态学中，有关抽样理论和抽样技术的研究，是发展得较早、较系统的一个领域。有关这方面的专著和文献很多，这里只能作简要介绍。

第一节 种群密度的估计方法——抽样技术

一、样本平均值的置信区间估计

当总体不能进行全部计数时，最简单的方法，就是从中抽取一部分样品——通称为样方（虽然从形状上未必是方形的）进行计数、统计，以对总体进行估值。

设某田块中共有 N 个样方，各样方中分别有虫数 x_1, x_2, \dots, x_n 。总体的均值 μ （平均每样方中的虫数）则为

$$\mu = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$