

草间小黑蛛对棉铃虫幼虫的捕食 作用及其模拟模型的研究*

I. 捕食者-单种猎物系统的研究

李超 丁岩钦 马世骏
(中国科学院动物研究所)

捕食者-猎物系统中的捕食作用是种群生态学中的一个主要组成成分,它是影响动物种群数量变动的一个重要生物学过程,也是有害动物的控制和益虫利用的重要科学依据。由于近十几年来化学防治引起一系列的问题,因而生物防治日益受到重视,与此相适应,有关捕食者(或寄生物)与猎物(或宿主)之间捕食作用关系的研究自六十年代中期以来也越来越多,本文即为这方面的一项研究报道。

由于天敌与害虫作用关系的种群动态在自然条件下观察到的现象是复杂因素的综合作用结果,所以理论方法在捕食作用研究中将起一个重要作用。在这些研究中常采用成分分析法,即把捕食作用过程分为若干成分并研究各成分在不同条件下的变化,然后将这些定量的研究结果合并为描述捕食作用的数学模型。

对捕食作用的理论研究可分为两类。第一类系以 Lotka-Volterra 模型为基础,该模型描述世代重叠情形下捕食者对猎物的捕食作用

$$\begin{cases} dN/dt = aN - bNP \\ dP/dt = cNP - dP \end{cases} \quad (1)$$

其中N为猎物数量,P为捕食者数量。它假定(1)猎物种群在无捕食者时呈指数型无限制地增加;(2)捕食者种群在无猎物时呈指数型下降;(3)捕食者对所捕获猎物的转换效率以及获捕猎物数与猎物密度的比例为一常数;(4)捕食者随机地寻找猎物。该模型为中性稳定的,说明捕食者对猎物种群没有调节作用能力。许多研究者对此模型进行修改而得到不同结果。如 Bartlett (1957) 通过假定两物种的生长发育均需一固定时间而并入时滞因素,从而使模型稳定性降低; Leslie (1958) 强调两物种的密度均有一上限而把 logistic 生长并入模型, St Amant (1970) 考虑了猎物有隐蔽场所存在使一固定数量或一固定比例的猎物可存活等,这些都使模型稳定性增加; Leslie and Gower (1960) 研究了随机变化的影响,发现模型的稳定性很大程度地依赖于模型参数的选择; Goh *et al.* (1974) 还运用两物种的初始数及杀虫剂这两个控制变量,研究了对两物种作用系统的最适控制,得到猎物大发生后可以采用释放害虫和使用杀虫剂这两种方法来控制害虫种群在短时期内再次大发生的结论; May (1973) 把该模型推广为多物种模型,得到物种多样性不一定导致稳定性的结论,等等。

* 在研究过程中得到河北省衡水地区农科所孟文等同志、饶阳县五公病虫测报站李树青等同志、五公社五公大队的同志们所给予的热情支持和帮助,在此一并致谢。

第二类系以 Nicholson-Bailey 模型为基础，该模型描述在离散世代情形下的捕食作用

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-a' P_t) \\ P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-a' P_t)] \end{cases} \quad (2)$$

其中 λ 为宿主有限增加率， a' 为发现域。这个模型的假定与 Lotka-Volterra 模型的区别在于包括了对两物种种群发育的时滞，因而该模型是不稳定的。Auslander *et al.* (1974) 证明了差分方程可用来描述具复杂年龄组的相互作用系统，并且通过其内部动态的特点来逼近有轻微世代重叠的情形。Hassell (1976) 进一步提出了这类方程的通式，即

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = N_t [1 - f(N_t, P_t)] \end{cases} \quad (3)$$

捕食者对猎物密度的功能反应研究是组建这类模型所必不可少的工作，由它可确定 $f(N_t, P_t)$ 的精确型式。Nicholson-Bailey 模型与 Lotka-Volterra 模型一样，都假定了具 I 型反应。Holling (1959a) 的圆盘方程以及 Rogers (1972) 的方程等描述了 I 型反应。Hassell and Comins (1978) 又把 I 型反应并入了模型。由于 I 型反应在节肢动物捕食者中广泛存在，因而关于各种因素对它的影响的研究也较多，如干扰作用 (Hassell and Varley 1969, Beddington 1975)、年龄等级 (Thompson 1975, McArdle and Lawton 1979)、饥饿程度 (Holling 1966)、温度 (Pandian *et al.* 1979, Evenson 1980)、聚集作用 (Hassell & May 1973, 1974) 等的影响。May (1979) 考虑到猎物的不均匀分布，提出捕食者对猎物具有负二项分布攻击的假定，并证明对所有的 $k < 1$ ，两物种的作用可得到稳定平衡的结果，所有这些都使捕食作用理论模型的研究日趋完善。

目前国内对捕食作用的研究主要结合生物防治的实践进行，对指导生物防治实践起了很大作用，但对捕食作用理论方面的研究却很少。

棉铃虫 *Heliothis armigera* Hubner 是我国棉花生产上的一种重要害虫，而捕食性天敌已被初步证明是影响其种群数量变动的重要因素。根据 1974—1975 年在上海郊区的研究结果，我们认为草间小黑蛛 *Erigonidium graminicolum* (Sundevall) 在上海郊区棉区是棉铃虫低龄幼虫的一种主要天敌，其它报道也有类似结果，如吴坤君等 (1979)，河北省衡水地区农科所 (1979) 等，因此有必要进一步研究草间小黑蛛对棉铃虫的捕食作用。我们的研究重点是草间小黑蛛-棉铃虫两物种作用系统的种群动态，以期用所获结果做为对在自然情形下观察到的现象进行解释的一种理论依据。

一、材料和方法

1. 野外调查

系统调查：1980 年于棉铃虫二代发生期间在河北省饶阳县五公公社一块种有玉米诱集带的棉田中进行，每三天调查一次，每次随机选取棉花 200 株。

去除实验：在五公村北选取长势较好的棉田，从中选连续的 50 株为一组，共选两组。一组不去除草间小黑蛛，另一组连同四周各宽两米的保护行内每天去除草间小黑蛛。

2. 实验室实验

实验动物：棉铃虫系采自河北省饶阳县五公公社五公大队棉田。采回的成虫放在椭灯罩内，用脱脂棉沾一些 5% 的蜂蜜水供成虫补充营养，另外放进一张卷成圆筒状的草纸供成虫产

卵。这些草纸每天换一次，取出的草纸放在培养皿中。为防止孵化的小幼虫逃逸，培养皿上均用纸封住。待草纸上的卵孵化后，培养皿内放入新鲜棉叶供幼虫取食。草间小黑蛛也采自五公大队玉米诱集带和棉田，采回的蜘蛛饲于指形管中，管底放一湿的脱脂棉球供蜘蛛取用和保持湿度。管口用棉花塞塞住，并饲以棉铃虫低龄幼虫。实验中所用实验动物的体长及95%置信限下的范围如表1。蜘蛛在每次实验前均先吃饱，然后禁食两天。

表1 实验室实验过程中所用实验动物的体长

虫(蛛)态		体长(毫米)	备注
棉 铃 虫	初孵幼虫	1.50—1.60	孵化后第一天
	一龄幼虫	2.81±0.54	孵化后第二天
	二龄幼虫	4.93±0.75	孵化后第五天
	三龄幼虫	7.33±1.45	孵化后第八天
草 间 小 黑 蛛	幼蛛	1.84±0.28	
	亚成蛛	2.54±0.47	
	雄性成蛛	3.11±0.32	
	雌性成蛛	3.33±0.64	

实验及饲养所用容器：直径15.5厘米，高2.2厘米的培养皿；直径2厘米，高8厘米的指形管；长20厘米，宽8厘米，深13厘米的玻璃缸和长22厘米，宽20厘米，高8厘米的大方形玻璃缸。

饲养及实验条件：饲养、功能反应和干扰实验均在日平均室温26.5—30.5℃下进行。温度实验中为恒温17℃、25℃、30℃和35℃，误差不超过±1℃。每天给予16小时光照。

功能反应：每实验容器中分别放一头草间小黑蛛以及不同虫态、不同密度的棉铃虫幼虫。重复4次并于24小时后记录所剩幼虫数（包括活的和自然死亡的）。

干扰实验：每培养皿中分别供初孵、一龄、二龄棉铃虫幼虫32头以及不同密度的草间小黑蛛雌成蛛。重复4次并于24小时后记录所剩棉铃虫和蜘蛛数量。

参数估计用Marquardt(1963)的迭代法。参数估计和数值模拟均在TRS-80型微处理机上进行。

二、结果和分析

1. 草间小黑蛛和棉铃虫两种群数量消长的相关回归分析

系统调查的结果见图1，从中可计算出草间小黑蛛与棉铃虫两种群数量消长间的相关系数 $r=0.565541$ ，回归系数 $b=0.110834$ 。

对特定害虫种群数量的变化起较大作用的天敌，一般其发生期一定与该种害虫的发生期相吻合。吻合的程度越大，则这种天敌可能起的捕食作用越大，在影响该种害虫种群数量变动中的作用也越大。这种发生期的吻合程度可用两种群数量消长间的统计线性相关来进行测度。相关系数越大说明吻合程度越大，两种群密度变化的波动趋势越一致。该相关系数的大小也可作为这种天敌对该害虫种群依赖程度的一个测度。对于多食性捕食者来说，它与某

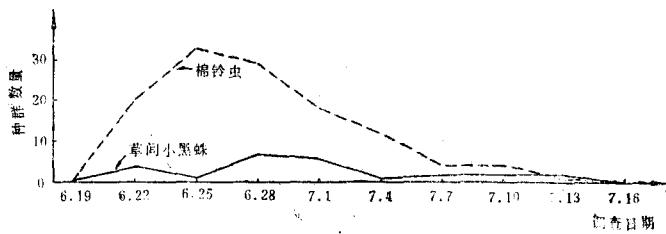


图 1 棉铃虫及草间小黑蛛的田间数量变化 (河北省五公, 1980年)

一种猎物种群数量消长间的相关性一般不会很大，而应与总猎物数量的变化有较大相关性。现在的 r 仍较大可能是由于调查期间棉田中存在的可为草间小黑蛛利用的各种猎物之总数较低，棉铃虫种群数量增减对总猎物数量增减的贡献相对较大所造成。此时棉铃虫种群数量的增加吸引了较多的天敌，草间小黑蛛也被吸引到棉花上；而当棉铃虫发生期过后，猎物密度的下降使天敌又转到其它生活场所寻找猎物，于是在棉铃虫的栖居场所中草间小黑蛛数量也下降。

捕食者和猎物两种群数量消长间回归系数 b 的生物学意义可解释为：若单食性捕食者的种群数量波动幅度小于猎物的，则 b 应小于 1；相反的情形中 b 应大于 1，但这情形一般不出现；当两种群数量波动幅度一致时， b 应等于 1。在另一极端情形中，捕食者有许多可利用的猎物种类，它与某一特定猎物的种群数量消长间回归系数接近于零。在这两种极端情形之间一般可存在许多中间类型。现在的 b 等于 0.110834，说明草间小黑蛛种群由棉铃虫种群数量变化所引起的数据变化并不大。

2. 草间小黑蛛在自然条件下对棉铃虫的捕食作用

去除法是分析单一作用因素对种群数量变动影响大小的常用方法。去除实验的结果见图 2，这里的棉铃虫种群数量是指卵和低龄幼虫。6月30日以前卵所占比例较大，由于草间小黑蛛对棉铃虫卵的捕食很少因而去除草间小黑蛛与否对棉铃虫种群数量的影响不大。在以后的棉铃虫低龄幼虫期，不去除草间小黑蛛时幼虫很快消失，去除时幼虫存活较长时间并有一部分幼虫发育到四龄。由于棉铃虫幼虫在棉花上可完成其发育，所以草间小黑蛛在棉花上对棉铃虫低龄幼虫的捕食作用属于非补偿性的。

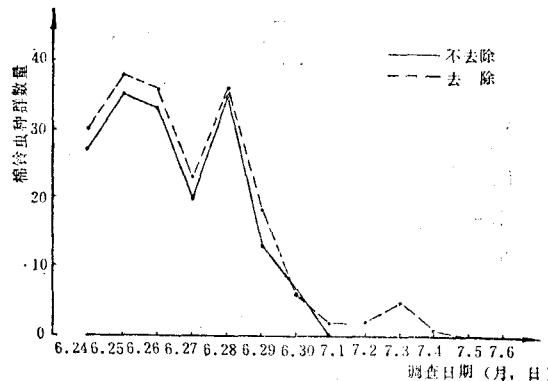


图 2 草间小黑蛛在棉花上对棉铃虫的捕食作用 (河北省五公, 1980年)

草间小黑蛛活动性较强因而在去除处理中不能做到完全去除, 在每天的检查和去除中有时可见到经前一天去除后又由附近迁移过来的草间小黑蛛。虽然这种迁移来的蜘蛛数量很少, 但显然会对棉铃虫产生一定的捕食作用。因此当完全去除草间小黑蛛后的棉铃虫种群数量应比实际调查到的稍高, 于是草间小黑蛛对棉铃虫的捕食作用也会比实际调查到的稍大些。

3. 不同性别对捕食量的影响

在棉铃虫发生的第二代和第四代期间所进行的实验结果见表2, 它表明雌蛛捕食量显著地高于雄蛛。另外由于田间常见的是雌蛛, 且雌蛛寿命较长, 可达两个月以上, 因而雌蛛比雄蛛对棉铃虫起较长时间的作用, 成蛛阶段的研究重点应放在雌蛛上。

表2 雌蛛和雄蛛日捕食量的比较

实验时间	所供棉铃虫		雌蛛食量	雄蛛食量	t值	显著性
	虫态	数量				
6月26日	一龄	20	15.5±2.59	7.25±2.17	3.63765	*
8月31日	一龄	30	24.0±1.24	10.2±1.57	12.1034	**

4. 草间小黑蛛雌成蛛对棉铃虫初孵幼虫的功能反应

功能反应按 Solomon (1949) 的定义, 是一个捕食者在单位时间内对给定的不同猎物密度所能捕获的猎物数量变化。Holling (1959b) 根据对功能反应的许多研究, 提出按反应曲线的形状可将它分为三个基本类型。Holling (1959a) 提出了圆盘方程

$$N_a = aNT / (1 + aT_h N) \quad (4)$$

其中 N 为猎物密度, N_a 为捕获猎物数, T 为实验时间, a 为瞬时攻击率, T_h 为处理时间。

根据草间小黑蛛对棉铃虫初孵幼虫的功能反应测定结果画出散点图, 可看出为Ⅱ型反应, 于是

$$N_a = 0.9692 N / (1 + 0.0136691 N) \quad (5)$$

该方程表达的曲线与实验资料的拟合结果可见图3。

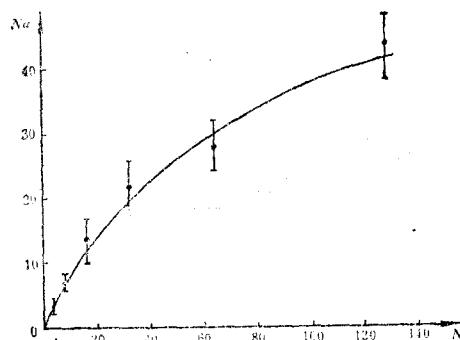


图3 由方程(5)计算的功能反应曲线与实验资料的拟合,
每点为平均数, 其范围为95%置信区间。

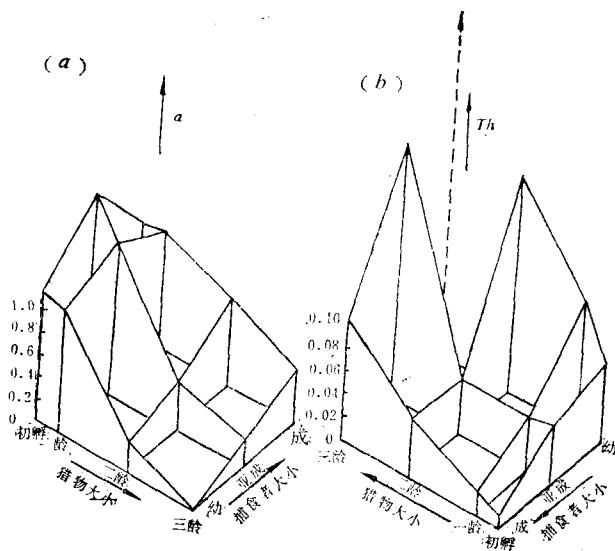
5. 年龄等级对功能反应的影响

由草间小黑蛛与棉铃虫之间发生作用的年龄等级间的功能反应测定结果估出的参数值可

见表3。由此提出的参数a曲面(图4(a))和T_b曲面(图4(b))变化情形与McArdle and Lawton(1979)对仰泳蝽 *Notonecta glance* 取食大型蚤 *Daphnia magna* 的研究结果相类似。a曲面中不同大小的蜘蛛对初孵和一龄幼虫攻击率发生辗转变化的原因也已由McArdle and Lawton(1979)从参数构成成分进行了解释并提出如下推论：捕食者龄期越小，对它取食的最适宜猎物个体也越小。这个推论从直观是容易理解的，图中4(a)曲面变化情形也支持它，说明对雌成蛛取食最适宜的是棉铃虫一龄幼虫，而初孵幼虫做为亚成蛛和幼蛛的猎物较适宜。

表3 功能反应参数a和T_b的估计结果

草间小黑蛛 棉铃虫	雌 成 蛛	亚 成 蛛	幼 蛛
初 孵 幼 虫	a=0.9692 T _b =0.0141034	a=1.60344 T _b =0.0492303	a=1.13224 T _b =0.0735517
	a=1.02905 T _b =0.0206947	a=1.28413 T _b =0.0443354	a=1.03622 T _b =0.108028
一 龄 幼 虫	a=0.790042 T _b =0.0533377	a=0.404972 T _b =0.0404087	a=0.234517 T _b =0.185873
	a=0.435332 T _b =0.102461	a=0.242219 T _b =0.219019	—

图4 由表3所列参数所组成的攻击率a曲面(a)和处理时间T_b曲面(b)

把这个年龄等级的信息并入 Holling 方程就得到方程(6)，可描述捕食者对猎物的连续捕食情形

$$N_a = a(y) \cdot N / [1 + a(y) \cdot T_b(y) \cdot N] \quad (6)$$

$$a(y) = 0.985471 + 0.0232644y - 0.011601y^2$$

$$T_h(y) = 0.00965695 + 0.00337402y + 0.00107242y^2$$

其中 y 为棉铃虫孵化后的天数。为检验此方程的描述能力, 在玻璃缸内进行了连续捕食实验。实验结果和用该方程计算的结果见图 5。从中可看到棉铃虫最后所剩密度的计算值比实际观察值低, 这可能是由于蜘蛛的饥饿程度不同而引起的, 因蜘蛛在实验中由于连续取食而除第一天外均处于相对较低的饥饿水平。但最后所剩密度计算值和观察值的差异仍较小, 所以 Holling 方程可近似地描述草间小黑蛛在实验条件下对棉铃虫的捕食作用。

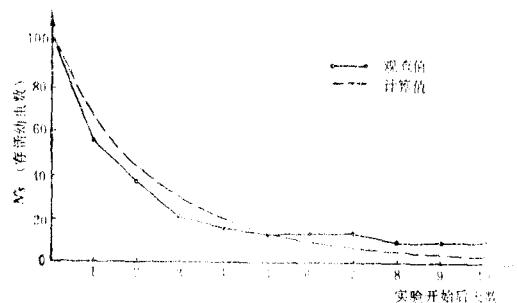


图 5 雌成蛛对棉铃虫幼虫的连续捕食作用

6. 相互干扰对功能反应的影响

捕食者个体间的相互干扰常使对猎物的捕食作用率 E 下降。 E 在所有早期模型中都假定为一常数, 即

$$E = N_w / (N \cdot P) \quad (7)$$

其中 P 为捕食者密度, 在 I 型反应中 E 不再是常数, Hassell and Varley (1969) 对此提出如下方程进行描述

$$E = QP^{-m} \quad (8a)$$

或者

$$\log E = \log Q - m \cdot \log P \quad (8b)$$

其中 Q 为搜索常数, m 为干扰常数。

干扰实验结果中每个处理的 E 可通过方程(7)获得, 再用方程(8a)描述实验资料, 有

$$E = (0.25366 + 0.213101y - 0.043371y^2) P^{-(0.463809 + 0.322018y - 0.0587661y^2)} \quad (9)$$

该方程可很好地描述实验结果, 并可提出一个 E 曲面(图 6)。 E 随 P 的增高而很快下降的原

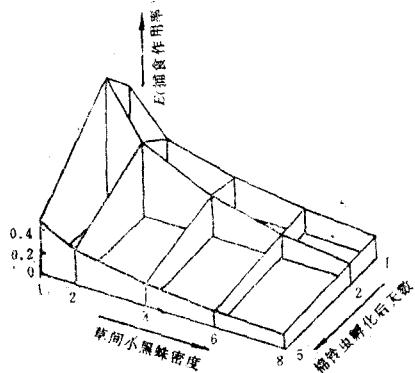


图 6 由方程(9)计算的 E 曲面

因可能是由于实验所用培养皿较小，P的增加相对于培养皿来说上升得较快，因而引起E的下降速度较快。从这曲面可更清楚地看出：低密度的雌成蛛对一龄幼虫的捕食作用率较高，即在此实验条件下，一龄幼虫做为雌成蛛的猎物最适合。但随雌成蛛密度的增加，这种适合性的区别变小。

Hassell and Rogers (1972) 把方程(8a)和(4)相联系来表达Ⅱ型功能反应时的捕食作用。这里采用他们的模型做为方程(10)，描述蜘蛛密度变化对一龄幼虫的捕食作用率影响。

$$N_a = adNP^{1-m} / (1 + aT_hN) \quad (10)$$

其中 $d = 0.827422$, $m = 0.872776$ 。图7为计算的结果。它说明随P的上升，E曲线以负加速度斜率上升并逐渐变平，且随N增加而位置下降，在蜘蛛密度1—5的范围内，E随P增加而上升较快，超出这个范围则E的增加速度下降较快。蜘蛛高密度时会由于自相残杀等使存活率下降，从而使E进一步下降。另外N越高则P变化对E的影响越小。

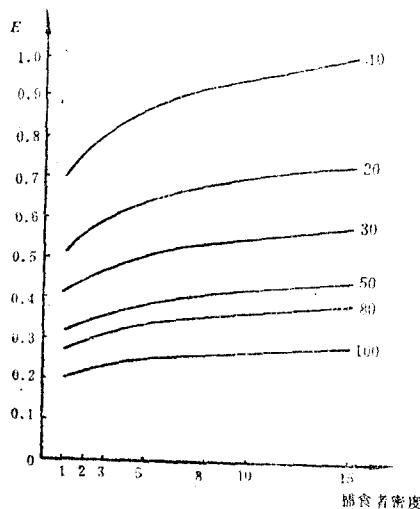


图7 方程(10)的计算结果，每条曲线旁边的数字为一龄幼虫密度

7. 温度对功能反应的影响

在自然条件下草间小黑蛛的活动性随温度上升而增加，它必然导致与猎物的相遇频率增加而使捕获量上升。于是温度就会通过影响捕食者的行为而使功能反应参数发生变化。在不同恒温条件下在指形管中测定功能反应的结果为

$$a = 0.014207 T + 0.53282, \quad T_h = 0.0199162 e^{-0.0417508 T}$$

其中T为温度(℃)，即a随温度上升而线性地增加，而T_h却呈指数型下降(见图8)，把它们代入方程(4)，有

$$N_a = (0.014207 T + 0.53282) N / [1 + (0.014207 T + 0.53282) (0.0199162 e^{-0.0417508 T}) N] \quad (11)$$

该方程能很好地描述实验结果，它与自然情形下观察到的现象在趋势上一致。

这里的实验结果与Evenson(1980)对植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* 取食榆全爪螨 *Tetranychus urticae* 的研究结果很相似。所不同的是榆全爪螨在叶子上基本不活动，温度上

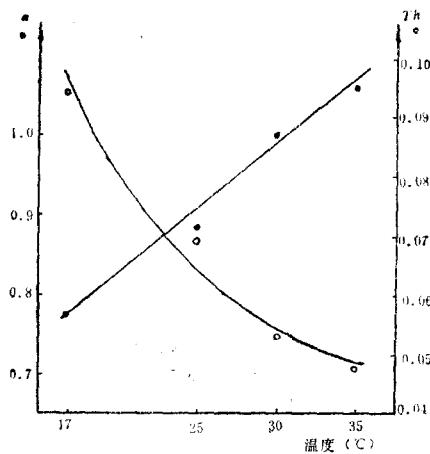


图 8 温度对功能反应参数的影响

升仅使植绥螨的运动速度增加, 因而使捕获成功率逼近 100%; 而在我们的实验中, 温度上升使猎物和捕食者的运动速度及运动距离都发生变化, 猎物逃脱捕食者攻击的成功率也增加, 因此捕获成功率不会达到 100%。然而由于实验容器较小, 捕食者和猎物的活动受到较大限制, 这就使捕获成功率上升。正是这种情形使实验结果与 Evenson(1980)的结果相似。

比较表 3 与图 8 中的参数值可发现恒温和变温条件对功能反应的影响是不同的。如恒温 35°C 条件下的 a 与变温条件下的 a 相似, 但 T_h 不同。这是由于变温条件下适宜的高温时间比恒温条件下的短, 所以消化每个猎物所用平均时间较长使 T_h 加大; 而在恒温条件下消化每个猎物所用平均时间较短使每天的最大捕食量增加。这说明在组建草间小黑蛛-棉铃虫作用系统模拟模型和估价草间小黑蛛对棉铃虫低龄幼虫的捕食作用时, 必须用变温下的实验结果, 否则会有较大的误差。

8. 空间异质性对功能反应的影响

在所有已发表的关于捕食者-猎物作用系统理论研究中所用实验容器均较小。由这一事实可推知: 几乎所有这方面理论研究的结果与在自然情形下实验的结果必然有很大区别。这是因为容器小使猎物密度增高, 捕食者几乎不用寻找就可以发现猎物。于是它并不能真实反映捕食者在不同猎物密度下的捕食作用率, 而只能说明捕食者在不同猎物密度下的一种捕食行为反应。功能反应的不同类型可以看做是不同捕食行为反应的体现。其次, 实验都在一个封闭系统中进行, 这使捕食者和猎物的行为都受到很大影响, 所发生的是与自然情形下不同的行为。所以这种理论研究的结果对野外研究结果不能提供完全的补偿。

这里通过两个系列的实验结果来对实验容器的大小和空间复杂性对功能反应的影响进行比较分析。首先在指形管、培养皿和大方形玻璃缸中分别测定对一龄幼虫的功能反应, 结果见图 9(a)。图 9(b) 为由实验结果估计出的参数 a 和 T_h 的变化情况, 有

$$a = f_1(u) = 1.37148u^{-0.130549}, \quad T_h = f_3(u) = 24.217u / (1 + 1256.53u)$$

其中 u 为实验容器的底面积。在第二系列实验中, 用硬纸板把大方形玻璃缸分为不同数量 (1, 2, 4, 8 和 16) 的格, 在每种分格方式下测定对一龄幼虫的功能反应。实验结果见图 10 (a), 图 10 (b) 为由实验结果估计出的参数变化情形, 有

$$a = f_2(v) = 1.23009v^{-0.256008}, T_h = f_3(v) = 0.228347v/(1 + 11.2415v)$$

其中 v 为实验容器的分格数。

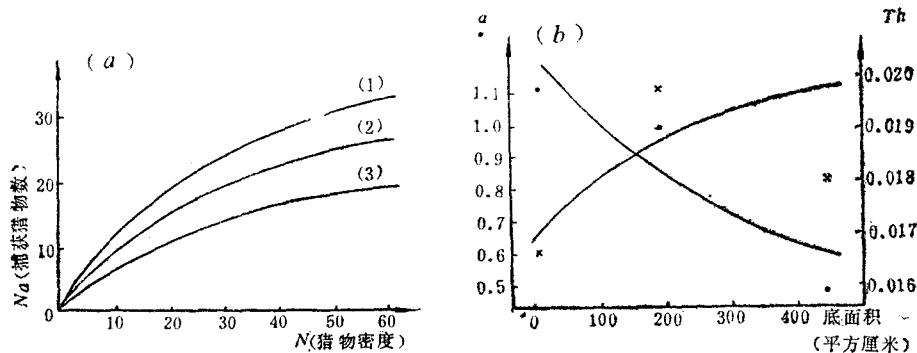


图9 不用实验容器对功能反应的影响

(a) 测定的功能反应曲线, 其中实验容器为(1)指形管(2)培养皿(3)玻璃缸
(b) 功能反应参数的变化

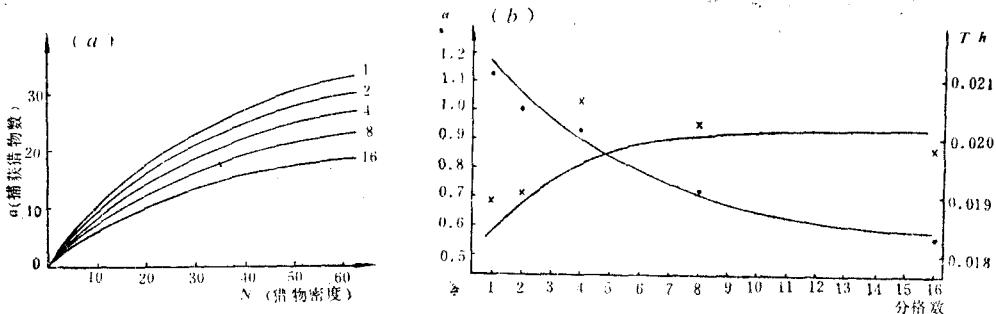


图10 实验空间复杂性对功能反应的影响

(a) 测定的功能反应曲线。每曲线旁边的数字表示分格数
(b) 功能反应参数的变化

由以上实验结果可推知: 不论是实验空间的加大还是复杂程度的加大, 都不会使功能反应的类型发生明显变化, 但所用实验条件的不同会使功能反应有很不相同的测定结果。换言之, 只要是仅有一种捕食者和一种猎物共同存在的情形, 该捕食者的捕食行为反应是不变的, 只是由于对猎物寻找的易难程度不同而使捕获猎物数有所不同。

从实验结果中可计算出随实验条件的不同而引起的功能反应参数变化

$$g_1(X) = 0.877614X^{8.9407E-8}, g_2(Y) = 0.7749Y^{5.98048E-8},$$

$$g_3(X) = 237049X/(1 + 237048X), g_4(Y) = 12.2415Y/(1 + 11.2415Y)$$

其中 X 为空间的大小 (如植株的株距和行距的不同), 用对培养皿底面积的倍数表示; Y 为空间的复杂程度 (如棉花叶、蕾、花、铃等的多少), 用对玻璃缸中情形的倍数来表示。这两个变量可假定是相互独立的, 于是得到对参数的修正公式

$$a = a_i \cdot g_1(X) \cdot g_2(Y) = 1.02905 \cdot 0.680062X^{8.9407E-8}Y^{5.98048E-8}$$

$$= 0.699818X^{8.9407E-8}Y^{5.98048E-8} \quad (12a)$$

$$\begin{aligned} T_h &= T_{h^*} \cdot g_3(X) \cdot g_4(Y) = 0.0206947 \cdot 1.40221E + 8XY / [(1 + 237048X)(1 + 11.2415Y)] \\ &= 2901840XY / [(1 + 237048X)(1 + 11.2415Y)] \end{aligned} \quad (12b)$$

它们可看做是雌成蛛对一龄幼虫功能反应参数的描述。棉铃虫二代期间, 叶、花、蕾等共约40个左右, 空间大小按每亩4,000株推算, 平均每株为1,650cm²。于是计算出的功能反应曲线可见图11。这个结果比在小容器中的测定结果接近于实际情形。当棉花上的小区单位越多时, 最大平均捕食作用率将下降, 所以棉铃虫二代时草间小黑蛛雌成蛛对棉铃虫低龄幼虫的捕食作用比其它以后的世代中大。且在三四代期间, 棉田中其它猎物种类随气候条件的适宜性加大而增多, 于是捕食作用将会更低。

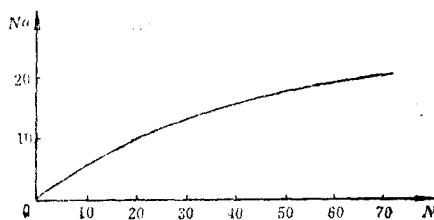


图11 用 $a=0.699829$, $T_h=0.0224857$ 计算的功能反应曲线

模拟模型及稳定性分析

Hassell(1976)提出一个适合于寄生情形的模型

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left(-\frac{aP_t}{1+aT_hN_t}\right) \\ P_{t+1} = N_t \left[1 - \exp\left(-\frac{aP_t}{1+aT_hN_t}\right)\right] \end{cases} \quad (13)$$

其中 N_t , N_{t+1} , P_t , P_{t+1} 分别表示宿主和寄生物种群在第 t 和 $t+1$ 世代中的数量, λ 为宿主有限增加率。我们把(13)式修改为适合捕食的情形, 有

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right] \exp\left(-\frac{adP_t^{1-m}}{1+aT_hN_t}\right) \\ P_{t+1} = \frac{adBN_tP_t^{1-m}}{1+aT_hN_t} + XP_t \end{cases} \quad (14)$$

其中假定了猎物种群具 logistic 型生长, r 为猎物种群的内禀增长率, K 为环境容纳量, B 为转换效率, m 为干扰常数, X 为对其它猎物的依赖程度 ($0 \leq X \leq 1$), 而 d 为一常数。

当 $d=1$, $m=0$, $X=0$ 时, 模拟计算的结果与 Rosenzweig(1971) 的相一致 (见图12), 即随 K 值的增大, 模型行为由两物种不能共存 \rightarrow 稳定的平衡点 \rightarrow 稳定的极限环 \rightarrow 不能共存。只是由于加进时滞的影响而使两种群作用可达稳定状态及可共存的 K 值范围缩小。即两物种要共存, 则两条零生长等倾线的交点一定要位于猎物零生长等倾线峰的右边, 且由于种群密度不能小于 1 而使这些范围更加减小。实际计算的结果当 $37 \leq K \leq 53$ 时, 两种群作用可达一稳定的平衡点; 而当 $54 \leq K \leq 67$ 时可达一稳定的极限环。随 K 值加大极限环的振幅也加大, 当 $K > 67$ 时振幅大到使种群密度小于 1 而使两种群不能共存。

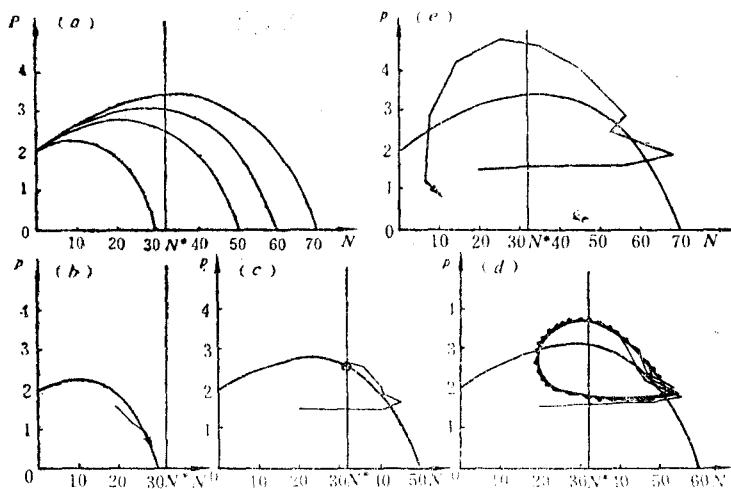


图12 方程(14)的数值模拟结果, 其中 $a=0.751475$, $T_h=0.0588311$, $B=0.1$, $r=3.45$.

(a) $K=30, 50, 60$ 和 70 时的猎物零生长等倾线及捕食者零生长等倾线

(b)、(c)、(d)、(e) 为 $K=30, 50, 60$ 和 70 时的数值模拟结果

图中 N 为猎物密度, P 为捕食者密度, N^* 为猎物种群平衡密度

当其它条件固定仅 X 变化时, 随 X 由 0 趋向 1, 猎物种群平衡密度 N^* 趋于 0 (见图13)。这说明蜘蛛在无棉铃虫存在时能存活的比例越大, 则可能存在的平衡点越偏向于棉铃虫零生长等倾线的左边, 两种群间的作用越倾向于不稳定。也就是说, 捕食者对该种猎物的依赖程度越大, 则两物种作用系统越稳定。

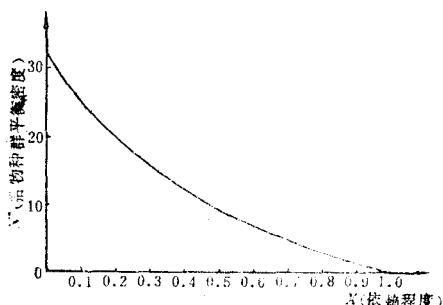


图13 捕食者对猎物种群的依赖程度 X 对 N^* 值的影响

随捕食者个体间干扰作用的加强, 两物种可共存所需 K 值范围加大。如当 $m=0$ 时, 该 K 值范围为 $37 \leq K \leq 67$; $m=0.1$ 时该范围加大到 $37 \leq K \leq 110$; 而当 $m=0.3$ 时可加大到 $37 \leq K \leq 550$ 。另一方面, 两物种间作用可达一稳定平衡点所需 K 值范围也随干扰作用的加强而加大。如当 $m=0$ 时该 K 值范围为 $37 \leq K \leq 53$; 当 $m=0.1$ 时为 $37 \leq K \leq 82$; 而当 $m=0.3$ 时可达 $37 \leq K \leq 106$ 。这情形可通过图形法来得到解释。

当 $m=0$ 时, 从任何一个这类型模型都可推出捕食者零生长等倾线是一条垂直于猎物密度轴的直线 (见 Rosenzweig (1973))。而当 $m \neq 0$ 时情形大不相同。首先, 猎物零生长等倾线方程为

$$P^* = \left\{ \frac{(1+aT_hN^*) \ln[1+r(1-N^*/K)]}{ad} \right\}^{\frac{1}{1-m}} \quad (15a)$$

因为 $\frac{1}{1-m}$ 总是不小于 1 的, m 越大则 $\frac{1}{1-m}$ 也越大; 且只要两种群可共存, $\frac{(1+aT_hN^*) \ln[1+r(1-N^*/K)]}{ad}$ 总不会小于 1。因此 m 越大 P^* 也越大, 该方程描述曲线形状也发生变化, 且位置越来越高。实际计算结果可见图 14(a)。其次, 捕食者零生等倾线方程为

$$P^* = \left[\frac{adBN^*}{(1-X)(1+aT_hN^*)} \right]^{\frac{1}{m}} \quad (15b)$$

当 N^* 小于 $m=0$ 时的 N^* 值时, $\frac{adBN^*}{(1-X)(1+aT_hN^*)}$ 小于 1, 反之则大于 1。而 $\frac{1}{m}$ 总是大于 1 并随 m 增大而变小。因此该曲线的轨迹是一条经过原点的, 以幂函数型式上升的曲线, 且 m 值越小则曲线的上升速度越快。实际计算结果可参见图 14(b)。

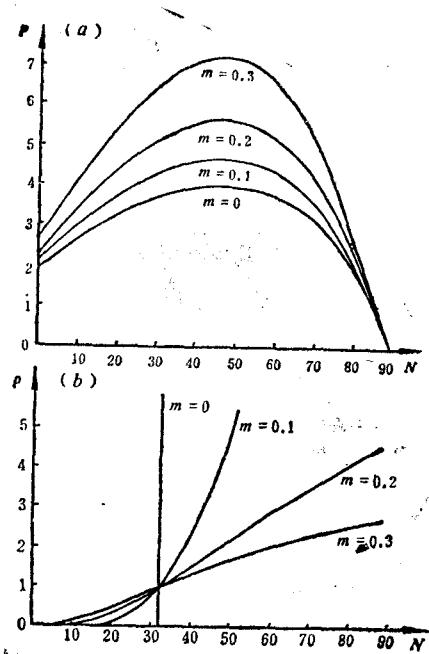


图14 m 值对猎物 (a) 和捕食者 (b) 零生长等倾线的影响

图中 N 为猎物密度, P 为捕食者密度

综上所述, 两条零生长等倾线的交点随 m 值的变大而逐渐向猎物零生长等倾线的右边移动, 使作用系统的稳定性增加。于是使两种群可共存及可达一稳定平衡点的所需 K 值范围扩大。

三、结 论

1. 草间小黑蛛在棉花上对棉铃虫是非补偿性的捕食作用, 但由棉铃虫种群数量变化所

引起的草间小黑蛛种群数量变化并不大。

2. 草间小黑蛛对棉铃虫的功能反应属 Holling II型，可用方程(4)进行描述，且对雌成蛛取食最适宜的棉铃虫个体大小是一龄幼虫。

3. 在恒温条件下，功能反应参数 a 随温度上升而线性地增加，而 T_h 却呈指数型下降。在对该作用系统模拟模型的参数进行估计以及估价该捕食作用的大小时，必须用变温下的实验结果。

4. 提出的功能反应参数修正方法，可以使计算出的结果接近于实际情形。草间小黑蛛对棉铃虫的最大平均捕食作用率会随着棉花的生长而下降。

5. 环境对猎物种群的负荷量 K 值的大小在决定两物种作用系统的稳定性方面有很大作用。并入时滞因素，使得两物种可共存所要求的 K 值范围缩小，也就是使作用系统的不稳定性增加。

6. 捕食者种群密度的变化对猎物种群密度变化的依赖程度越大，则两物种作用系统越稳定，而两物种种群密度变化间相关系数的大小可做为该依赖程度大小的一个测定。

7. 草间小黑蛛对棉铃虫的捕食作用率随捕食者个体间相互干扰作用的增加而下降，干扰作用的增强使两条零生长等倾线的交点向猎物零生长等倾线的右边移动，从而使两物种作用系统的稳定性增加。

参 考 文 献

- 吴坤君、李超、李明辉 1979 棉铃虫自然种群生命表及其初步分析。昆虫知识16(5):225—230。
 河北省衡水地区农科所 (1979) 棉铃虫的天敌——蜘蛛的调查。衡水农业科技情报1979(5):4。
 Auslander, D., G. Oster and C. Huffaker 1974 Dynamics of interacting populations. *J. Franklin Inst.* 297:345—376.
 Bartlett, M. S. 1957 On theoretical models for competitive and predatory biological systems. *Biometrika* 44:27—42.
 Beddington, J. R. 1975 Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* 44:331—40.
 Evenson, P. 1930 The relative activity and functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) and *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae): The effect of temperature. *Can. Ent.* 112: 17—24.
 Goh, B. B., G. Leitmann. and T. L. Vincent 1974 Optimal control of a prey-predator system. *Mathematical Biosciences*. 19:263—286.
 Hassell, M. P. 1976 Arthropod predator-prey systems. In "Theoretical Ecology Principles and Applications". (Ed. by R. M. May), pp. 71—93.
 Hassell, M. P. and H. N. Comins 1973 Sigmoid functional responses and population stability. *Theor. Popul. Biol.* 14:62—67.
 Hassell, M. P. and R. M. May. 1973 Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.* 42:693—726.
 Hassell, M. P. and R. M. May. 1974 Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43:567—594.
 Hassell, M. P. and D. J. Rogers. 1972 Insect parasite responses in the development of population model. *J. Anim. Ecol.* 41:667—676.
 Hassell, M. P. and G. C. Varley. 1969 New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature, London*, 223:1113—1117.
 Holling, C. S. 1959a Some characteristics of simple type of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91:385—398.
 Holling, C. S. 1959b The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Ent.* 91:293—320.
 Holling, C. S. 1953 The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Ent. Soc. Can.* 48.

- Leslie, P. H. 1958 A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical methods. *Biometrika* 45:16—31.
- Leslie, P. H. and J. C. Gower 1960 The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. *Biometrika* 47:219—234.
- Marquardt, D. W. 1963 An algorithm for least squares estimation of nonlinear parameters. *J. Soc. Indust. Appl. Math.* 11:431—441.
- May, R. M. 1973 Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton University press, Princeton, New Jersey, U. S. A.
- May, R. M. 1978 Host-parasitoid systems in patchy environments: A phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47:833—843.
- McArdle, B. H. and J. H. Lawton 1979 Effects of prey-size and predator-instar on the predation of *Daphnia* by *Notonecta*. *Ecol. Ent.* 4:267—275.
- Pandian, T. J. and S. Mathavan 1979 Influence of temperature and body weight on mosquito predation by the dragonfly nymph *Mesogomphus lineatus*. *Hydrobiologia* 62:99—104.
- Rogers, D. J. 1972 Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369—383.
- Rosenzweig, M. L. 1971 Paradox of environment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171:385—387.
- Rosenzweig, M. L. 1973 Evolution of the predator isocline. *Evolution* 27:84—94.
- Solomon, M. E. 1949 The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18:1—35.
- Thompson, D. J. 1975 Towards a predator-prey model incorporating age structure: The effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ichnura elegans*. *J. Anim. Ecol.* 44:907—916.

STUDIES ON PREDATION AND SIMULATION MODEL OF DWARF SPIDER *ERIGONIDIUM GRAMINICOLUM* TO COTTON BOLLWORM *HELIOTHIS ARMIGERA*

I. STUDIES ON PREDATOR-ONE PREY SYSTEM

Li Chao Ting Yen Chin Ma Shijun

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

The dwarf spider is of non-compensative predation on cotton bollworm in cotton field. But the population density variation of the spider which will be influenced by cotton bollworm is not too large. The functional response of the dwarf spider to cotton bollworm can be described by using Holling(1959a)'s equation. The different conditions of experiment will produce the different effects on the estimation of parameters of the functional response. The best prey size for feeding of the adult female spider is the larvae that lie in the second day after hatching. Incorporating the age-structure of prey in Holling(1959a)'s equation, the parameters of functional response of the adult female spider to cotton bollworm are

$$a(y) = 0.985471 + 0.0232644y - 0.011601y^2$$

$$T_h(y) = 0.00965695 + 0.00337402y + 0.00107242y^2$$

The predation rate is

$$E = (0.25366 + 0.213101y - 0.043371y^2)P^{-(0.46809 + 0.322016y - 0.0587661y^2)}.$$

The parameter variation of the functional response under the condition of 17—35°C constant temperature is

$$a = 0.014207T + 0.53282, \quad T_h = 0.0199162\exp(-0.0417508T).$$

This report suggests an improvement method on the parameters by the study on heterogeneity

$$a = a_1 \cdot 0.680062X^{8.9407E-8}Y^{5.96046E-8}$$

$$T_h = T_{h1} \cdot 1.40221E + 8 \cdot XY / [(1 + 237048X)(1 + 11.2415Y)].$$

And we also suggest a simulation model of the two species interaction system

$$N_{t+1} = N_t [1 + r(1 - N_t/K)] \exp[-adP_t^{1-m}/(1 + aT_hN_t)]$$

$$P_{t+1} = adBN_tP_t^{1-m}/(1 + aT_hN_t) + XP_t$$

The researches on behaviour of the model show several conclusions as follow:

(1) The time lag factor decreases the range of K value that makes the two species coexist, that is, it increases the instability of the interaction system.

(2) The more the degree of the variation of predator population depends on their prey, the more stable the interaction system is. The correlative analysis of the density variation between the two populations can provide the proper information on this dependent degree.

(3) The stability of the interaction system will increase with the interference between predator individuals. We also obtain a representation of this situation with graphical method.