

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*

Ⅱ. 捕食者——多种猎物系统的研究

李超 丁岩钦 马世骏
(中国科学院动物研究所)

草间小黑蛛 *Erigonidium graminicolum* (Sundevall) 与单种猎物的作用关系已在上文述及(李超等, 1982), 然而草间小黑蛛在自然情形下是一种多食性的捕食性天敌, 它的捕食对象不止棉铃虫 *Heliothis armigera* Hübner 一种。我们在对草间小黑蛛捕食行为的观察中也发现, 捕食对象除棉铃虫外还有棉蚜等, 并且在棉花上主要是徘徊式地捕获猎物。这样, 在草间小黑蛛-棉铃虫作用系统的动态中就必须考虑替代食物的影响。替代食物的存在使捕食者对不同种类的猎物由于有不同的相对喜好程度而产生了对食物的选择, 而该相对喜好程度的大小一般是受该种猎物是否容易为捕食者发现和捕获、其味道是否适合于捕食者等多种因素的影响。

关于单种捕食者与多种猎物作用关系的功能反应描述, Murdoch(1973) 和 Lawton 等(1974) 曾分别把 Holling(1959) 方程推广为 n 种猎物时的情形

$$N_{a_i} = a_i N_i T / \left(1 + \sum_{i=1}^n a_i T h_i N_i \right) \quad (1)$$

假定猎物 1 为棉铃虫一龄幼虫, 猎物 2 为棉蚜, 则

$$\begin{cases} N_{a_1} = a_1 N_1 T / (1 + a_1 T h_1 N_1 + a_2 T h_2 N_2) \\ N_{a_2} = a_2 N_2 T / (1 + a_1 T h_1 N_1 + a_2 T h_2 N_2) \end{cases} \quad (2)$$

从数学上讲, 当 N_1 与 N_2 的变化相互独立时则无法预测 N_{a_1} 和 N_1 间的一般关系, 而当总猎物密度固定或其中某一种猎物的密度固定时就可预测这个关系。从生物学上来说, 总猎物密度固定的假定在较短暂时时间内是可以成立的。而某一种猎物的密度保持固定的假定与总猎物密度保持固定的假定本质上是相同的, 它所涉及的是不同总猎物密度对捕食作用的影响。于是对两种猎物共存时的捕食作用问题可以归结到两方面。一是对某一种猎物的捕食作用在总捕食作用中所占的比例, 另一是在不同总猎物密度和两种猎物的种群相对密度发生变化时的总捕食作用。

Murdoch(1969) 以如下形式定义了捕食者对猎物的选择

$$N_{a_1} / N_{a_2} = C_1 N_1 / N_2 \quad (3)$$

其中 C_1 为选择参数。 $C_1 > 1$ 说明捕食者选择的是猎物 1; $C_1 < 1$ 说明选择的是猎物 2; $C_1 = 1$

* 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。

说明对两种猎物的喜好程度一致。他还提出了 C_1 的三种估计方法。Murdoch and Oaten (1975) 提出了如下方程来表达当 C_1 为一常数时, F_1 (猎物 1 在捕食者生活环境中占猎物总数的比例) 和 Q_1 (捕食者所吃猎物 1 占所吃猎物总数的比例) 之间的关系。

$$Q_1 = C_1 F_1 / (C_1 F_1 + F_2) = C_1 F_1 / (C_1 F_1 + 1 - F_1) \quad (4)$$

后一方面的研究在已发表文献中很少见到。

本文是在两物种作用系统动态的研究基础上, 运用选择捕食实验的结果, 探讨在一种捕食者与两种猎物以及多种猎物共存时的捕食作用, 并以此做为对自然情形下观察到的现象的一种理论解释依据。

一、材 料 和 方 法

1. 选择捕食实验

两种猎物共存时情形: 固定总猎物密度为 30、50 和 100, 在每培养皿中的棉铃虫一龄幼虫和棉蚜的密度呈互补状态变化, 供给一头草间小黑蛛的雌性成蛛。重复数不少于 5 次, 于 24 小时后检查所剩棉铃虫及棉蚜数量。

3 种及 4 种猎物共存时情形: 实验在培养皿中进行, 具体实验处理的安排见表 1 和表 2。每培养皿中供给草间小黑蛛雌性成蛛一头。

表 1 三种猎物共存时的实验处理安排

N_t 总猎物数	N_1 一龄幼虫	N_2 棉 蚜	N_3 二龄幼虫	N_t 总猎物数	N_1 一龄幼虫	N_2 棉 蚜	N_3 二龄幼虫	N_t 总猎物数	N_1 一龄幼虫	N_2 棉 蚜	N_3 二龄幼虫
30	6	6	18	60	12	12	36	60	36	18	6
30	6	18	6	60	12	36	12	60	42	6	12
30	15	3	12	60	18	12	30	60	42	12	6
30	15	12	3	60	18	30	12	60	48	6	6
30	24	3	3	60	24	12	24	60	54	3	3
30	10	10	10	60	30	6	24	60	20	20	20
60	6	12	42	60	30	24	6				
60	6	42	12	60	36	6	18				

表 2 四种猎物共存时的实验处理安排

N_t 总猎物数	N_1 一龄幼虫	N_2 棉 蚜	N_3 二龄幼虫	N_4 三龄幼虫	N_t 总猎物数	N_1 一龄幼虫	N_2 棉 蚜	N_3 二龄幼虫	N_4 三龄幼虫
40	4	12	12	12	60	42	6	6	6
40	16	8	8	8	60	15	15	15	15
40	28	4	4	4	100	10	30	30	30
40	10	10	10	10	100	40	20	20	20
60	6	18	18	18	100	70	10	10	10
60	24	12	12	12	100	25	25	25	25

2. 1975年于上海郊区进行的罩笼实验

罩笼约长 100 厘米、宽 100 厘米, 高 160 厘米。每罩笼内各有处于现蕾期的棉花 10 株, 罩笼的四周和顶部均用塑料窗纱封住。先去除笼内所有天敌, 然后每株棉花上接入 15 头棉铃虫一龄幼虫和 2 头草间小黑蛛雌性成蛛。每株棉花上的棉蚜均计数, 24 小时后观察结果。该实验有一个对照和 3 个处理。

3. 实验动物等

除棉蚜为体长大于 1 毫米外, 棉铃虫和草间小黑蛛的来源、饲养, 实验前的预处理, 实验及饲养所用容器, 实验条件, 以及功能反应的测定方法等均与前文(李超等, 1982)同。

4. 参数估计和数学模拟仍均在 TRS-80 型微处理机上进行

二、结果与分析

1. 草间小黑蛛对棉铃虫的捕食作用占总捕食作用的比例

这里用 Murdoch (1969) 提出的三种方法估计了 C_1 值, 并采用 Murdoch and Oaten (1975) 所提出的方程 (4)。首先由方程 (3) 有 $C_1 = a_1/a_2$ 。此法虽简单但由于未考虑 T_{h1} 和 T_{h2} 的影响而会产生较大误差, 甚至得出相反的结论。这种误差在 T_{h1} 和 T_{h2} 相等或很接近时减小。草间小黑蛛雌成蛛对棉蚜的功能反应也为 II 型, 由实验确定的参数值为 $a = 0.982484$, $T_h = 0.00805012$ 。于是 $C_1 = \frac{1.02905}{0.982484} = 1.04739$ 。与以下由具体食物选择实验中得到的结果比较, 发现由于误差太大而得出了相反的结论, 所以不能用这种估计方法。第二种方法是运用捕食者对两种猎物的选择捕食实验结果, 通过 N_{a1}/N_{a2} 对 N_1/N_2 做使回归线过原点的直线回归, 用此回归斜率做为 C_1 值。图 1 总结了雌成蛛对一龄幼虫和棉蚜的选择捕食实验结果。用此法估出 $C_1 = 0.611111$ 。第三种方法也运用选择捕食实验结果, 把每个密度组合实验中所获对一龄幼虫捕获数的平均值变换为占所吃猎物总数的比例, 然后除以实验开始时它们占总猎物数的比例, 就可得到 C_1 在不同密度组合下的离散估计。它们的算术平均值即为 C_1 值。用此法估出 $C_1 = 0.617932$ 。以该值按方程 (4) 计算并做图, 并与实验结果相比较 (见图 2)。从

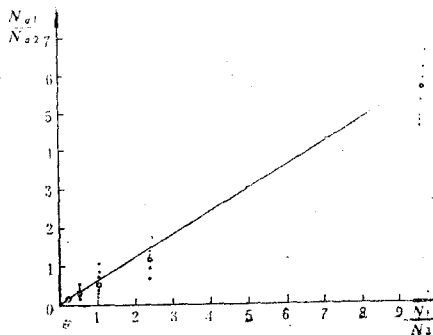


图 1 总猎物密度固定为 50, 且两猎物物种密度呈互补状态变化的实验中, N_{a1}/N_{a2} 对 N_1/N_2 的回归计算结果。 $C_1 = 0.611111$, 黑点为实验结果, 空蕊圆点为平均数

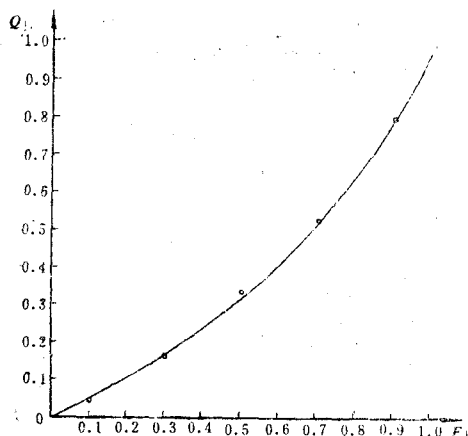


图 2 用 $C_1 = 0.617932$ 计算的雌成蛛捕获一龄幼虫数占总捕获猎物数中的比例, 空蕊圆点为实验结果的平均数

图 2 可看到每组实验的平均值与方程 (4) 计算的极为接近。

Murdoch and Oaten (1975) 指出若捕食者对不同猎物的取食存在转换行为, 则对相对密度较低的猎物的捕食比例应低于方程 (4) 所预测的比例, 而对具较高相对密度之猎物的捕食比例应比方程 (4) 预测的高。从图 2 可看到并无转换行为的存在, 这与 Murdoch and Marks (1973) 用七星瓢虫对豌豆蚜、豆豉蛾的选择捕食实验结果对照, 除 C_1 值不同外是相同的。

2. 总猎物密度固定时, 猎物相对密度的变化对总捕获猎物数的影响

由选择捕食实验结果中可看到, 总捕获猎物数随一龄幼虫密度的增加而下降 (见图 3)。

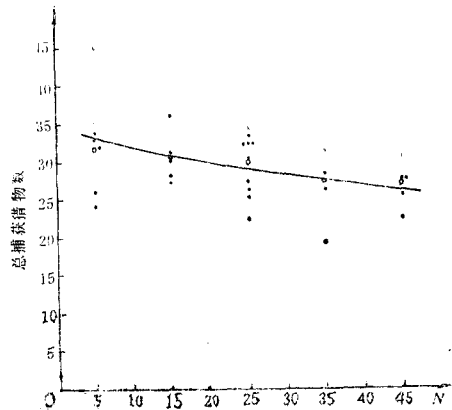


图 3 总猎物密度为 50 时, 雌成蛛的总捕获猎物数。黑点为实验结果, 空蕊圆点为平均数, 曲线为用方程 (5) 计算的结果

为此假定总捕获猎物数 N_a^* 仍是总初始猎物数 ($N_1 + N_2$) 的一个函数, 且与 a_1, a_2, T_{h1} 和 T_{h2} 有关。令 $\hat{a} = \sum_{i=1}^2 a_i F_i$, $T_h = \sum_{i=1}^2 T_{hi} F_i$, 对 Holling (1959) 的方程进行修改, 得到

$$N_a^* = T \sum a_i F_i \sum N_i / (1 + \sum a_i F_i \sum T_{hi} F_i \sum N_i) \quad (5)$$

用该方程计算的总捕获猎物数随一龄幼虫数增加的变化情形如图 3 中的曲线, 显然与观察到的相符合。用总猎物密度为 30 和 100 进行同样方法的选择捕食实验结果 (图 4) 说明计算值

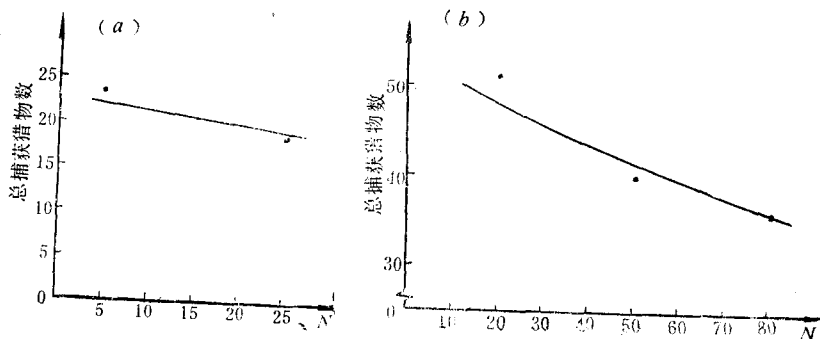


图 4 不同总猎物密度时, 雌成蛛的总捕获猎物数。黑点为实验结果平均数, 曲线为用方程 (5) 计算的结果。总猎物密度为 (a) 30; (b) 100

与观察值仍相符。所以可以用方程(5)来预测草间小黑蛛对两种猎物的总捕获数量。

3. 草间小黑蛛雌成蛛在棉铃虫一龄幼虫和棉蚜同时存在时对一龄幼虫的功能反应
方程(4)和(5)相乘给出方程(6)

$$Na_1 = TC_1 F_1 \sum N_i \sum a_i F_i / [(C_1 F_1 + 1 - F_1)(1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_i)] \quad (6)$$

它可检验棉铃虫一龄幼虫密度和它们在蜘蛛生活环境中所占比例 F_1 对捕食作用率的影响, 模拟计算的结果见图5。图5说明捕食作用率随 F_1 的增加而上升。由此可得到如下印象: 当棉铃虫发生量大时, 草间小黑蛛对它们的捕食作用也增加; 而棉铃虫在一般年份的发生量不太大, 因此 F_1 也不大, 于是草间小黑蛛对它们的捕食作用也是较低的。

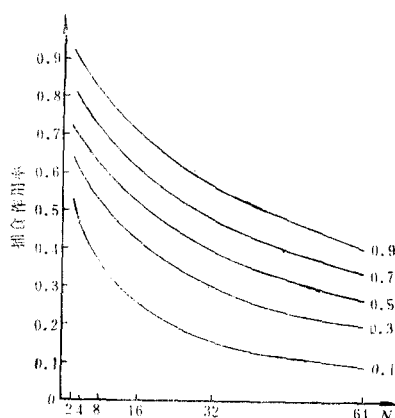


图5 用方程(6)计算的不同 F_1 值对捕食作用率的影响, 曲线旁边的数字表示 F_1 值

当棉蚜密度固定为20, 仅一龄幼虫密度变化时, 雌成蛛对一龄幼虫的功能反应见图6。从图6知道这种关系仍属Ⅰ型, 但典型性明显下降。而在总猎物密度固定为50的选择捕食实验中, 对一龄幼虫的功能反应变为Ⅲ型, 计算结果与观察值相一致, 见图7。产生Ⅲ型反应的原因可能是由于棉蚜数量减少时, 棉铃虫数量相应增加, 使得 F_1 也增加, 从而对棉铃虫的捕食作用也加大。于是随棉铃虫密度的增加产生了一个密度制约的捕食作用率。

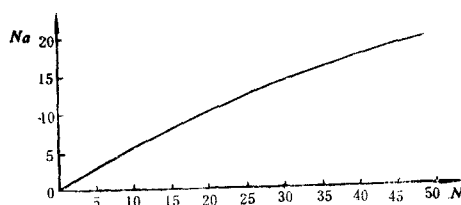


图6 棉蚜密度固定为20时, 用方程(6)计算的雌成蛛对棉铃虫一龄幼虫的功能反应

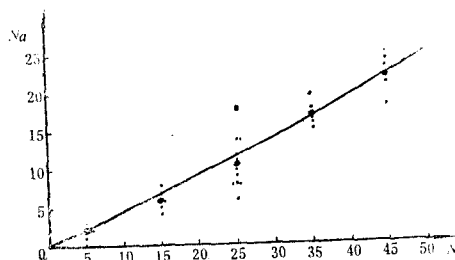


图7 总猎物密度为50, 且两猎物物种密度呈互补状态变化时, 雌成蛛对棉铃虫一龄幼虫的功能反应, 曲线为用方程(6)计算的值, 小黑点为实验结果, 大黑点为平均数

根据方程(6)与 Hassell and Rogers(1972) 的模型

$$Na = adNP^{1-m}T / (1 + aThN)$$

我们提出

$$Na_1 = TC_1 F_1 d p^{1-m} \sum N_i \sum a_i F_i / [(C_1 F_1 + 1 - F_1) (1 + \sum a_i F_i \sum T_{hi} F_i \sum N_i)] \quad (7)$$

该方程可描述蜘蛛密度和 F_1 对捕食作用率的影响, 计算结果见图 8。它表明捕食作用率在蜘蛛密度 1—5 范围内上升较快, 这趋势与前文 (李超等, 1982) 中方程 (9) 的一致。由于捕食作用率随 F_1 增加而加大, 这就可得到与方程 (6) 中的同样印象。

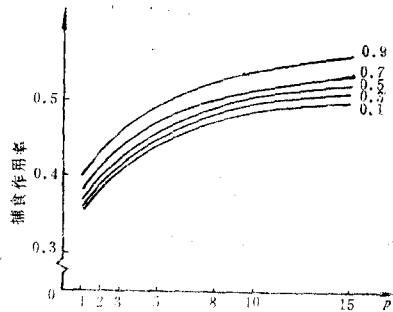


图 8 用方程 (7) 计算的不同蜘蛛密度和 F_1 条件下, 雌成蛛对一龄幼虫的捕食作用率, 曲线旁边的数字表示 F_1 值

为检验本文中方程 (6)、(7) 的模拟与实际情况的拟合程度。用计算结果与 1975 年在上海郊区所做大罩笼内实验的结果进行比较。该实验结果为平均每蛛每天捕食 6.85 头一龄幼虫。用方程 (6) 计算的结果为 8.7 头, 显然偏高。原因在于 Holling (1959) 的方程对较高猎物密度时的捕食作用总是估计过高。于是把每罩笼内棉铃虫、棉蚜的总数量按比例地化为平均每株棉花上的数量, 使总猎物密度降低, 然后再用方程 (6) 计算, 得到平均每蛛每天捕食 6.15 头一龄幼虫, 与实验结果较为接近。用方程 (7) 计算的结果是平均每蛛每天捕食 7.2 头, 比观察结果稍高些。罩笼空间虽大但蜘蛛个体间仍存在一些很轻微的干扰作用。若假定 $m = 0.05$, 就有平均每蛛每天捕食 6.6 头一龄幼虫, 与实际实验结果很接近。显然方程 (7) 比方程 (6) 拟合得更好, 原因是方程 (6) 中仅包含功能反应信息, 而方程 (7) 中还包括了捕食者间相互干扰的信息。

4. 草间小黑蛛在多种猎物共存时对棉铃虫的捕食作用

捕食者对多种猎物的总捕食作用, 由于捕食者的食欲限制而必然存在一个上限, 且总捕食作用率会随总猎物密度的上升而逐渐下降。因此假定仍可用 II 型功能反应曲线 (即方程 (5)) 来描述总捕食作用随总猎物密度变化的形式。

当多种猎物共存时, 若把我们主要关心的猎物规定为猎物 1, 而把其余猎物做为一个整体都归到猎物 2 的范畴中去, 则可以证明方程 (4) 仍可用来表示对猎物 1 的捕获数占总捕获数中的比例。

为能用方程 (4) 和 (5) 预测捕食者对每种猎物的捕食作用, 可通过测定每两种猎物共存时捕食者的选择参数来对 C_{ij} 值做出适当估计。假定 C_{ij} 为当物种 i 和 j 共存时捕食者对物种 i 的选择参数, 考虑到除我们所关心的猎物种类外的每种猎物种群密度在总的猎物 2 密度中所占的不同比重, 则可用加权平均来表达对特定猎物种类的选择, 即

$$C_i = \sum_{k=1}^n F_k C_{ik} \quad (i = 1, 2, n; k \neq i) \quad (8)$$

其中

$$F_k = N_{ak} / \left(\sum_{j=1}^n N_{aj} - N_{ai} \right) \quad (ij = 1, 2, n; k \neq i)$$

由选择捕食实验结果中估出的选择参数见表 3。这些 C_{12} 值用于方程(4)和(5)中都可

表 3 由选择捕食实验结果估算出的 C_{12} 值

N_1	N_2	C_{12}	N_1	N_2	C_{12}	N_1	N_2	C_{12}
一龄幼虫	棉 蚜	0.617932	二龄幼虫	三龄幼虫	1.59424	三龄幼虫	一龄幼虫	0.441077
一龄幼虫	二龄幼虫	1.28042	三龄幼虫	棉 蚜	0.300635	棉 蚜	二龄幼虫	2.84376
一龄幼虫	三龄幼虫	2.27715	棉 蚜	一龄幼虫	1.63063	三龄幼虫	二龄幼虫	0.672439
二龄幼虫	棉 蚜	0.366535	二龄幼虫	一龄幼虫	0.79461	棉 蚜	三龄幼虫	3.60482

以很好地描述实验结果, 同时也都清楚地表明不存在捕食猎物的转换现象。把三种与四种猎物共存时的选择捕食实验结果与方程(4)、(5)、(8)计算的结果相比较, 适合性检验的结果见表 4。

表 4 适合性检验结果

共存的猎物种类数	总猎物密度	$\chi^2 Na_1$	$\chi^2 Na_1$	$\chi^2 Na_2$	$\chi^2 Na_3$	$\chi^2 Na_4$	自由度
3	50	0.905773	0.174573	2.95741	7.27542	—	5
3	60	8.94006	2.72647	12.2332	18.5821	—	15
4	40	0.33939	0.27091	0.0913972	0.304332	0.33366	3
4	60	0.809597	0.467216	1.01774	1.24091	0.16182	3
4	100	2.59639	2.33146	1.40455	1.2863	2.2668	3

从这样一个捕食者有多种替代食物存在的捕食作用模型可以看出: 随共存猎物种类数 n 的增加, 捕食者对我们所关心的猎物 1 的捕获数 Na_1 会相应地减小。也就是说: 与捕食者组成同一作用系统的猎物种类越多, 则捕食者对某一特定猎物的捕食作用就越低。于是, 当棉铃虫处于易受到草间小黑蛛的捕食的发育阶段时, 另外存在的该种蜘蛛的替代食物种类的多少, 以及它们的相对密度大小都是影响对棉铃虫低龄幼虫捕食作用大小的重要因素。

三、模拟模型及其稳定性分析

Hassell (1979) 曾提出一个对于两种猎物物种间有明显竞争存在的三物种作用系统数学模型。该模型假设: (1) 捕食者对猎物呈负二项分布的攻击; (2) 捕食者对两种猎物无选择取食行为; (3) 两种猎物种群的生长速率一致, 即:

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \exp \left[r_1 - \frac{r_1}{K_1} (N_{1,t} + \alpha N_{2,t}) \right] f_1(P_t) \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \exp \left[r_2 - \frac{r_2}{K_2} (N_{2,t} + \beta N_{1,t}) \right] f_2(P_t) \\ P_{t+1} = N_{1,t} [1 - f_1(P_t)] + N_{2,t} [1 - f_2(P_t)] \end{cases} \quad (9)$$

其中 α 和 β 是通常的种间竞争系数, 而 $f_1(P_t)$ 和 $f_2(P_t)$ 为经捕食作用后两种猎物的存活率, 为

$$f_1(P_t) = \left[1 + \frac{a_1 P_t}{k_1} \right]^{-k_1}, \quad f_2(P_t) = \left[1 + \frac{a_2 P_t}{k_2} \right]^{-k_2}$$

a_1 和 a_2 是对两种猎物分别的寻找效应, k_1 和 k_2 是对两种猎物分别的负二项分布攻击参数。在此模型的基础上, 他通过假定对两种猎物的不同寻找效应即 $a_1 \neq a_2$, 或者对两种猎物的不同负二项分布攻击参数即 $k_1 \neq k_2$, 来把食物选择的情形并入模型。但棉铃虫与棉蚜之间, 以及棉铃虫低龄幼虫之间对食物的竞争不大, 因此采用 Hassell (1979) 的模型是不适宜的。

我们在上述工作的基础上, 提出如下模型

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \left[1 + r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left[- \frac{d Q_1 P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{N_{1,t} (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t})} \right] \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \left[1 + r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[- \frac{d Q_2 P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{N_{2,t} (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t})} \right] \\ P_{t+1} = \frac{d Q_1 B P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t}} + X P_t \end{cases} \quad (10)$$

其中 $N_{1,t}$, $N_{1,t+1}$, $N_{2,t}$, $N_{2,t+1}$, P_t , P_{t+1} 分别表示棉铃虫、棉蚜和草间小黑蛛在第 t 和 $t+1$ 世代中的数量; r_1 , r_2 , K_1 和 K_2 分别为棉铃虫和棉蚜的内禀增长率和环境容纳量; Q_1 和 Q_2 分别为对每猎物物种的捕食作用占总捕食作用的比例; d 和 B 为常数。在此模型中假定两种猎物的种群均具 logistic 型生长。

当 $d=1$, $m=0$ 时, 该模型成为捕食者个体间不存在相互干扰时的情形, 数值模拟的结果见图 9。从图 9 中可以看出: 蜘蛛种群密度的变化对所捕获的棉蚜的依赖程度越大, 则整个作用系统越不稳定。也就是说, 蜘蛛对较为不喜食的棉铃虫一龄幼虫依赖性越大则作用系统越稳定。它也说明: 由一般多食性捕食者与两种猎物共存所组成的作用系统要比与一种猎物组成的作用系统较稳定些。

当草间小黑蛛个体间存在相互干扰情形时的数值模拟结果见图 10, $m=0$ 时的情形可参见图 9(B)。由数值模拟结果可知: 轻微的干扰作用会使模型的稳定性增加, 但干扰作用的进一步加强又会使模型的稳定性下降。如当 $m=0$ 时, 三物种种群密度变化形式均是减幅波动, 但振幅的下降速度较慢; 而当 $m=0.1$ 时, 振幅下降速度加快。在这两种情形下, 三物种的种群密度在 $t \rightarrow \infty$ 时, 均可达到一个稳定的平衡点。而当 $m=0.2$ 时, 三物种种群密度变化形式为经一减幅波动后在两点间振荡, m 值加大到 0.3 使这两点间幅振加大。于是可推论出: 当干扰作用较轻微时, 作用系统的稳定性增加, 可达一稳定的平衡点; 而干扰作用较大时, 系统的稳定性下降, 只能在两点间振荡。当干扰作用加大到一定程度, 使这两点振荡的振幅大到其中某一物种密度小于 1 时, 三物种即不能共存。

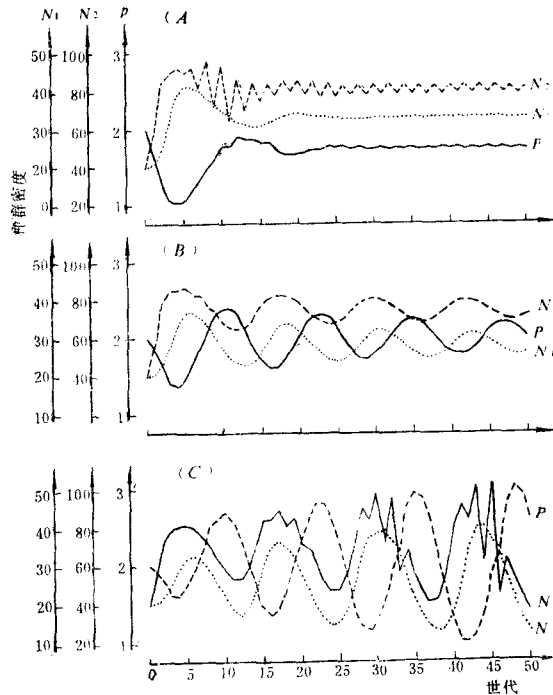


图9 方程(10)的数值模拟结果, 其中参数值为: $a_1=0.699329$, $a_2=0.668161$, $T_{h1}=0.0224869$, $T_{h2}=0.00374682$, $r_1=1.5$, $r_2=5$, $K_1=50$, $K_2=100$, $B=0.1$, $C_1=0.617932$, $d=1$, $m=0$. 模拟初值为: $N_1=20$, $N_2=40$, $P=2$, (A) $x=0.22$ 时三物种均为减幅波动; (B) $x=0.3$ 时三物种仍均为减幅波动, 但达到平衡点的速度显然放慢; (C) $x=0.3561$ 时该系统变得不稳定.

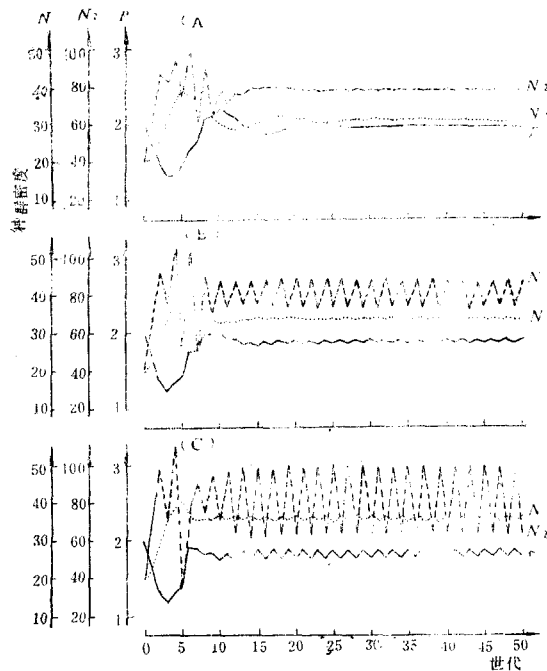


图10 方程(10)的数值模拟结果, 其中参数值: $d=0.827422$, $x=0.3$, 其它参数值可见图9的说明, (A) $m=0.1$ 时三物种均为减幅波动, 达稳定平衡点的速度比 $m=0$ 时快; (B) $m=0.2$ 时, 三物种经一减幅波动后可在固定的两点间振荡; (C) $m=0.3$ 时这两点间振荡的振幅增大.

从生物学上来说,捕食者在三物种作用系统中若对较喜食的猎物的依赖性强,则势必使该种猎物很快减少数量、甚至灭绝,而另一种猎物的数量增加,其结果是三物种作用系统的不稳定。在这种情形下,若没有其它因素阻止捕食者对较喜食猎物的过份取食,以及阻止另一种猎物的数量增加,则三物种作用系统就不能共存。在草间小黑蛛、棉铃虫和棉蚜所组成的作用系统中,草间小黑蛛对棉铃虫较不喜食,所以这两种群数量消长间的相关性越大,则该作用系统越稳定;并且棉铃虫的相对密度越大,则草间小黑蛛对它的捕食作用也越大。另外,草间小黑蛛在自然情形下的个体间相互干扰作用很小,并且能与多种猎物共存,这种情形与模拟模型的行为研究中得出的结果是相符的。因此,所提出的模拟模型(方程(10))能在一定程度上,做为解释在自然情形下所观察到的现象的一种理论依据。

四、讨 论

1. 本文提出的关于总捕获猎物数 N_a^* 和选择参数 C_i 的估计方程,可以很好地拟合在我们的实验条件下,草间小黑蛛对棉铃虫幼虫和棉蚜的捕食作用结果。

2. 草间小黑蛛在大罩笼内对棉铃虫幼虫的捕食作用结果可用本文中的方程(7)来模拟。

3. 草间小黑蛛的替代食物越多,则它对棉铃虫幼虫的捕食作用率就越低。

4. 在三物种作用系统中,若捕食者对较不喜食的猎物的依赖性趋向增大,则作用系统趋向稳定。

5. 在两种猎物共存时,捕食者个体间的相互干扰作用只有在轻微时,才对作用系统提供稳定性。

参 考 文 献

- 李超、丁岩钦、马世骏 1982 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. 生态学报 2(3): 239—254
- Hassell, M. P. 1979 The dynamics of predator—prey interactions: polyphagous predators, competing predators and hyperparasitoids. In "Population Dynamics", 20th Symposium of the British Ecological Society. pp. 283—306.
- Hassell, M. P. and D. J. Rogers 1972 Insect parasite response in the development of population model. *J. Anim. Ecol.* 41: 667—78.
- Holling, C. S. 1959 Some characteristics of simple type of predation and parasitism *Can. Ent.* 91: 385—98.
- Lawton, J. H., J. R. Beddington and R. Bonser 1974 Switching in invertebrate predators. In "Ecological Stability", (Ed. by M. B. Usher and M. H. Williamson). pp. 141—58.
- Murdoch, W. W. 1969 Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monog.* 39: 335—54.
- Murdoch, W. W. 1973 The functional response of predators. *J. Appl. Ecol.* 10: 335—42.
- Murdoch, W. W. and R. J. Marks 1973 Predation by coccinellid beetles: Experiments on switching. *Ecology* 54: 160—7.
- Murdoch, W. W. and A. Oaten, 1975 Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1—131.

STUDIES ON PREDATION AND SIMULATION MODEL OF DWARF SPIDER *ERIGONIDIUM GRAMINICOLUM* TO COTTON BOLLWORM *HELIOTHIS ARMIGERA* II. STUDIES ON ONE-PREDATOR-MULTI-PREY SPECIES INTERACTING SYSTEM

Li Chao Ding Yanqin Ma Shijun
(Institute of Zoology, Academia Sinica)

This paper suggests an equation to estimate the total amount of prey captured

$$Na^* = T \sum a_i F_i \sum N_i / (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_i)$$

and a method to estimate the parameter of preference

$$C_i = \sum C_{ik} F_k$$

where

$$F_k = Na_k / (\sum Na_j - Na_i), \quad (i, j = 1, 2, \dots, n, k \neq i)$$

and also a simulation model under the existing of an alternative food species (cotton aphid)

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \left[1 + r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left[- \frac{dQ_1 P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{N_{1,t} (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t})} \right] \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \left[1 + r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[- \frac{dQ_2 P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{N_{2,t} (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t})} \right] \\ P_{t+1} = \frac{adBQ_1 P_t^{1-m} \sum a_i F_i \sum N_{i,t}}{1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_{i,t}} + XP_t \end{cases}$$

The results of predation experiments carried out in big cages can be described by following the model

$$Na_1 = TC_1 F_1 d p^{1-m} \sum N_i \sum a_i F_i / [(C_1 F_1 + 1 - F_1) (1 + \sum a_i F_i \sum T h_i F_i \sum N_i)]$$

And the more the prey species exist with one predator species, the lower the predation rate to a special prey species is.

The research on the behaviour of the simulation model shows some different results that occurred in two species interacting system as follows; (1) The more the predator depends upon its prey which is not preferred, the more stable of the three species system is; (2) Only the slight interference within the predator species can increase the stability of the system.