

天敌-害虫系统中寻找效应 数学模型的研究*

丁岩钦 兰仲雄 陈玉平

(中国科学院动物研究所)

天敌对害虫种群的寻找效应是天敌捕食(或寄生)过程中的一种行为特征,亦有人认为是一个物种的行为特性,寻找效应的高低不仅关系到对害虫种群的抑制作用的大小,而且亦关系到天敌自身种群在自然界的繁盛程度。上述情况,无论在实验室内的试验中,田间生物防治实践中,或者在自然群落的结构组成与丰盛度的调查中均已得到证实。因此寻找效应在天敌-害虫系统中作用的重要性,近十多年来,越来越多地受到国内外生态学工作者的重视。这样,在天敌-害虫系统的数学模型中,寻找参数已成为构成该模型不可少的主要成分之一。

我们知道,寻找效应的高低常与寄主(或猎物种群)密度,天敌种群密度以及气象因素的作用呈函数关系。即

$$E' = f(N, P, C)$$

E' —— 天敌的寻找效应

N —— 害虫种群密度

P —— 天敌种群密度

C —— 气象因素

在天敌-害虫系统中,有关寻找效应的数学模型的文献,最早出现于1935年 Nicholson-Bailey 的模型中,他们略去气象因素,认为

$$f(N, p) = \exp(-ap_t)$$

即

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-ap_t)$$

$$p_{t+1} = N_t [1 - \exp(-ap_t)]$$

其中 λ —— 种群有限增长率

a —— 天敌的发现面积

上式对寻找效应包括了下列三点假设:(1)天敌对害虫是随机寻找,即它们的寻找行为不受害虫种群密度和害虫的分布型的影响,亦不受其它天敌的影响;(2)捕食天敌的食欲或寄生天敌的生殖力是无限制的;(3)天敌对害虫的有效寻找面积呈一常数。

Holling (1959) 认为捕食天敌的食欲不可能是无限制的,寄生天敌的生殖力亦不是无限制的,并且在不同的害虫密度下,天敌寻找害虫所需的时间是不同的。这样,寻找效应不可能是一常数,因此,他提出寻找效应(E)与害虫种群密度有关的模型为

$$E' = \frac{a}{1 + aT_h N}$$

其中 a —— 天敌攻击率

T_h —— 天敌对害虫的处置时间

* 本文承王如松、王莽莽同志代为计算公式中的参数及模拟。肖跃同志代为绘图,特此致谢。

Hassell (1969) 认为无论寄生天敌或捕食天敌在一定空间内均有随种群数量增加而出现干扰, 由于出现了相互干扰的现象, 而使每个天敌寻找效应降低的趋势。从而提出用 $\log E$ 与 $\log P$ 的线性回归斜率 (m) 来估计相互干扰的作用。

即

$$E' = QP^{-m}$$

或

$$\log E = \log Q - m \log P$$

其中 m 为相互干扰参数, Q 为寻找参数。

本模型反映天敌寻找行为的特点是寻找效应系随天敌种群密度的增加而减少。

Beddington (1975) 认为天敌的寻找效应与天敌种群密度的关系常呈曲线关系。并修改了 Holling 模型而提出

$$E' = \frac{a}{1 + bt_w R + aT_h N}$$

b —— 天敌之间的相遇率

$$R = P - 1$$

t_w —— 每个相遇者消耗的时间

May (1978) 认为天敌对害虫种群在田间的寻找常呈非随机寻找, 而随机寻找与非随机寻找其寻找效应是不同的, 他提出当天敌系非随机寻找时, 其寻找效应模型为

$$N_{t+1} = \lambda N_t \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k}$$

以上所述的寻找效应的模型, 均系仅考虑了害虫密度、天敌密度以及寻找方式对寻找效应的影响, 而对气象因素对寻找效应的作用却未予考虑, 但气象因素的作用是很明显的, 尤其最突出的是温度的作用。本文主要讨论的是温度对寻找效应作用的数学模型。

温度对寻找效应的作用, 一般来说, 当温度低于一定的阈值温度时, 天敌停止寻找, 即寻找效应为零。随着温度逐渐上升, 相应的寻找效应亦增加, 但温度超过适宜或较适宜的温度范围时, 寻找效应即出现随温度上升而迅速下降的趋势。最后当温度到达其最高临界阈值温度时, 又停止寻找。寻找效应与温度关系的这种响应趋势, 我们认为一般地可以出现在任何天敌—害虫系统中。

例如, 我们在实验室条件下研究了不同温度下花蝽 (*Orius Similis*) 成虫对棉铃虫卵的捕食率, 亦出现了这种波动趋势。图 1 说明天敌对害虫的寻找效应与当时环境温度的变化

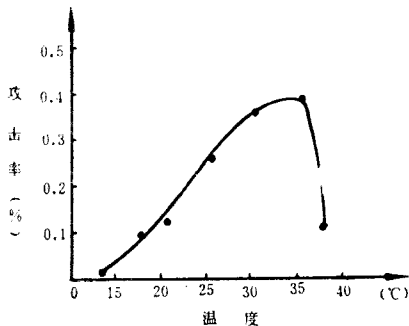


图 1 温度对 *Orius Similis* 攻击效应的作用

有如此明显的关系。如果当时温度不适宜, 即使天敌数量很高其作用亦是小的。

根据上述天敌对害虫寻找效应与温度关系的响应曲线, 我们提出下列 5 点假设: (1) 每种天敌对害虫的攻击率有其最高与最低的阈值温度, 低于或超过此值, 即停止攻击; (2) 每种天敌有其各自的内禀攻击率; (3) 每种天敌均有对不适宜温度的反应耐性幅度, 其幅度大小因种而异; (4) 每种天敌对害虫攻击有其最大的

攻击值; (5) 天敌对害虫的寻找效应在适宜与较适宜的温度下遵从 logistic 型, 这样每种天敌对害虫的攻击有其最适的温度, 在该温度下攻击率对温度变化的反应最大。

依据这些假设, 结合我们过去的工作 (王如松、兰仲雄、丁岩钦, 1982), 我们提出了在最低与最高两个临界阈值温度之间整个温度范围内的天敌寻找效应的数学模型

$$E = \left[\frac{K}{1 + e^{-r(T - T_f)}} \right] \left[1 - e^{-\left(\frac{T - T_L}{\delta_1}\right)^2} \right] \left[1 - e^{-\left(\frac{T - T_H}{\delta_2}\right)^2} \right] \quad (1)$$

其中 E —— 天敌攻击率 (或天敌攻击效应, 或攻击系数) ($E = \frac{N_a}{PN}$)

T —— 温度

N_a —— 被攻击的害虫数

k 、 r 、 T_f 、 T_L 、 T_H 、 δ_1 与 δ_2 均为参数, 它们在生物学上的意义为: k 为天敌的极限攻击值, r 为天敌的内禀攻击率, T_f 为天敌攻击的最适宜温度, T_L 为天敌攻击的最低临界温度, T_H 为天敌攻击的最高临界温度, δ_1 与 δ_2 分别为两临界温度与攻击系数迅速下降点温度之间的变化幅度。

(1) 式中右端第 1 项表示在适宜与较适宜温度时寻找是呈 logistic 型的。第 2 项与第 3 项分别为在不适宜的较低与较高温度下时起着抑制作用的因子。

我们对上述模型应用 Marquardt 阻尼最小二乘法, 将花蝽成虫对棉铃虫 (*Heliothis armigera*) 卵的攻击率与温度关系的资料进行了参数估计与模拟, (本文中, 假设 $\delta_1 = \delta_2$) 模拟结果见图 (2)。

其中 $K = 0.4848$ $r = 0.2020$ $T_f = 24.5355$
 $T_L = 11.9633$ $T_H = 38.0531$ $\delta = 1.9793$

$$E = \left[\frac{0.4848}{1 + \exp[-0.2020(T - 24.5355)]} \right] \left[1 - e^{-\left(\frac{T - 11.9633}{1.9793}\right)^2} \right] \left[1 - e^{-\left(\frac{38.0531 - T}{1.9793}\right)^2} \right]$$

模拟值与实验值之间的误差小于 0.003。

其实 (1) 式不仅表达出温度对寻找效应的作用规律, 而且亦估计出了几个难以在实验条件下测出的参数, 如 T_f 、 T_L 、 T_H 、 δ 。

(1) 式应用的一个实例: 由于花蝽成虫系随机寻找, 我们应用了 Holling 模型

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left(-\frac{aP_t}{1 + aT_h N_t}\right)$$

然后用 E 代替上式中的 a

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left(-\frac{EP_t}{1 + ET_h N_t}\right) \quad (2)$$

并以田间棉铃虫生命表资料进行了检验与比较, 亦获得了比较满意的结果。结果见表 1。

由于在 (2) 式中包含了温度对天敌寻找效应影响的信息, 这就使天敌对害虫的寻找效应更符合实际情况, 例如, 当温度出现低于 12°C 或高于 38°C 时, 这就达到了花蝽最低与最高临

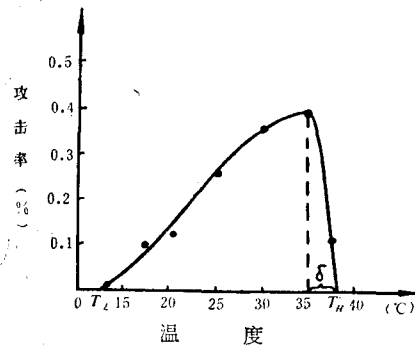


图 2 应用(1)式根据 *Orius Similis* 资料模拟结果

界阈值温度, 这时 $E=0$ 。在这种情况下, 如果应用(2)式进行预测下代卵量时, 即使当时天敌虫口密度或猎物密度均很高, 其结果是花椿对其猎物的捕食作用亦为零。但若用Holling模型, 则不能反映出此种事实。基于这些情况, 我们认为在寻找效应模型中用 E 代替 a , 其效果较用 a 为佳。

表 1 1979年棉铃虫各代田间生命表卵数及用(2)式模拟结果的比较

处 理 项 目	第 2 代 卵 数	第 3 代 卵 数	第 4 代 卵 数
$N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left(\frac{EP_t}{1+ET_k N_t}\right)$ 模拟值	371.7	201.7	797.4
田 间 观 测 值	373.0	203.0	866.0

同时, 亦可清晰地看出 E 可以进一步扩展应用于天敌-害虫系统中其它寻找效应的数学模型如:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-EP_t)$$

$$N_{t+1} = \lambda N_t \left(1 + \frac{EP_t}{k}\right)^{-k}$$

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left[-\left(\frac{EP_t}{1+ET_k N_t}\right)^{1-m}\right]$$

等模型。

我们为了更进一步检验 E 在天敌-害虫作用系统模型中的影响, 今用下列模型进行模拟

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left[-\left(\frac{EP_t}{1+ET_k N_t}\right)\right]$$

$$P_{t+1} = N_t \left[1 - \exp\left[-\left(\frac{EP_t}{1+ET_k N_t}\right)\right]\right]$$

设 $t=0$ 时, $N_0=50$, $P_0=20$, $\lambda=2.5$, $T_k=0.5$, $E=0.1$ 。则经 $t=1, 2, \dots$ 世代后, N 与 P 相互作用的曲线见图 3。

从图中可以看出, 由 N_0 经 N_1, N_2 到 N_3 时达最高值, P 则由 P_0 经 P_1, P_2 到 P_3 时达最高值。两者的峰值分别为 100 与 59。并且在经 $t=18$ 时, 两者 (N, P) 达于平衡, 平衡值 N_{18}, P_{18} 分别为 64, 38。在 $N_0=50, P_0=20, \lambda=2.5, T_k=0.5$ 的条件下, 我们再分别变动 E 值, 即由 $E=0.1, E=0.2, E=0.3, E=0.4, E=0.48$, 以便检验 E 值在系统模型中的效应。其结果见图 4。

由图 4 可以看出, E 值由 0.1 增至 0.2 时, 使 N 的峰值由 100 降到 69, 并且在 N_2 时, 即达到峰值, 提早 1 个世代。对 N 作用效应较 $E=0.1$ 时提高 30%。当 $E=0.4$ 时, N_1 即达峰值为 60 头, 较 $E=0.1$ 提早 2 个世代。 E 的作用效应较 $E=0.1$ 时提高 40%。而且在经 $t=14$ 时, 即达平衡, 平衡值 N_{14}, P_{14} 分别为 16, 9。这样即可看出, 当 E 值增大后, 不仅可提前达到平衡, 且能将害虫控制在较低的平衡种群水平, 这在生物防治上亦具有一定的意义。

上述情况说明, 同样数量的天敌在捕食一定数量的猎物时, 由于 E 值的不同, 其作用效

果有明显的不同, 而 E 值的大小又系随温度而变化的。因此, 不同的温度下就出现不同的 E 值。如果应用天敌控制害虫时, 正适值 E 值最大的温度, 则从理论上讲, 不仅可抑制害虫虫口的峰值与平衡值, 而且可提前 2—3 代即达到平衡点。如以花螬的 E 值为例, 在近 20°C 时, E 值为 0.1, 而高于 30°C , E 值接近于 0.4, 这样, 即可看出, 不同温度下利用天敌对于害虫的控制具有完全不同的效应。

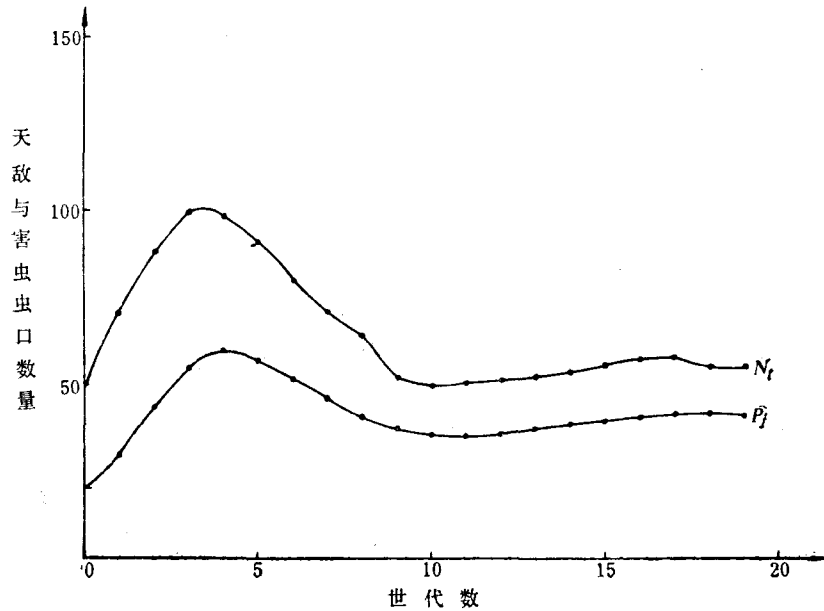


图3 当 $N_0=50, P_0=20, \lambda=2.5, T_h=0.5, E=0.1$ 时应用

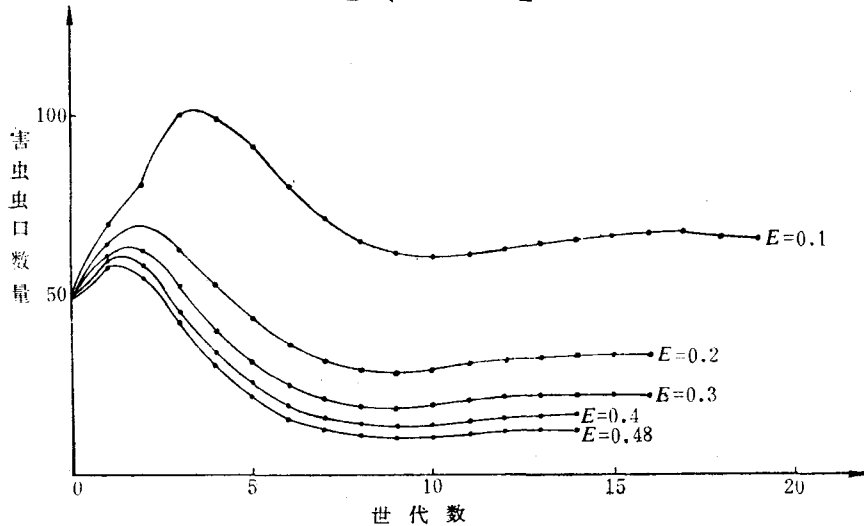
$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t \exp\left[-\left(\frac{EP_t}{1+ET_h N_t}\right)\right] \\ P_{t+1} = N_t \left(1 - \exp\left[-\left(\frac{EP_t}{1+ET_h N_t}\right)\right]\right) \end{cases} \text{模拟结果}$$


图3 当 $N_0=50, P_0=20, \lambda=2.5, T_h=0.5, E=0.1, E=0.2, E=0.3, E=0.48$ 应用 $N_{t+1} = \lambda E_t \exp\left[-\left(\frac{PE_t}{1+ET_h N_t}\right)\right]$ 方程模拟结果

参 考 文 献

- 王如松、兰仲雄、丁岩钦 1982 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究。生态学报 2 (1):47-56.
- Beddington J. R. 1975 Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching. *J. Anim. Ecol.* 44:331-40.
- Hassell M. P. 1969 A population model for the interaction between *Cyzenis albicans* and *Operophtera brumata* at Wytham Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 38:567-76.
- Holling C. S. 1959 Some characteristics of simple types of population and parasitism *Canad. Ent.* 91:385-98.
- May R. M. 1978 Host-parasitoid systems in patchy environments. *J. Anim. Ecol.* 47:833-44.
- Nicholson A. J. *et al.* 1935 The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 3:551-98.

A MATHEMATICAL MODEL OF THE SEARCHING EFFICIENCY IN NATURAL ENEMY-PEST SYSTEM

DING YANQING LAN ZONGXIONG CHEN YUPING

(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

The searching efficiency on pest population is a kind of behavioural characteristics of natural enemy in the course of predation or parasitism. Both the laboratory experiments and field observations show that the searching efficiency should be regarded as an important element in the structure of natural enemy-pest system. It is usually a function of the pest density, the natural enemy density and the climatic factors. The climatic conditions are rarely considered in the literatures published, though their influence on searching efficiency are quite obvious, especially the temperature effect is most prominent. In this paper, a mathematical model of searching efficiency with temperature is presented. Our Laboratory data of *Orius similis* show that the responding curve of attack efficiency with temperature is S-shaped in the intermediate range of temperature, but it declines rapidly near the two extremities (min. and max. threshold temperatures). Surely such trend of response may be held for any pest-natural enemy system.

Based on this trend, some hypotheses are made and a mathematical model of attack efficiency in the whole range between the two threshold temperatures is given as

$$E = \frac{K}{1 + \exp[-r(T - T_f)]} \left[1 - e^{-\left(\frac{T - T_L}{\delta}\right)^2} \right] \left[1 - e^{-\left(\frac{T_H - T}{\delta}\right)^2} \right] \quad (1)$$

where E denotes the attack efficiency (attack rate); T denotes temperature; r, k, T_f, T_L, T_H , are parameters. Their biological meanings are: r is the intrinsic attack rate, K is the potential saturation of attack rate, T_f is the optimal temperature at which the rate of change of the attack efficiency w. r. t. temperature is maximum. T_L is the min. threshold temperature. T_H is the max. threshold temperature. δ is the possible extent about the two thre-

shold temperatures in which the rapid declines definitely occur.

Those parameters in (1) are satisfactorily estimated by Marquard's method of damped least squares with the data of *Orius similis* (RMS error 0.003).

The simulation result is shown in Fig. 2

The mathematical model (1) not only describes the regularity or effective pattern of attack behaviour under the different temperature conditions, but also enables us to estimate some parameters which could not be estimated in the laboratory, such as T_f , T_L , T_H and δ .

An example for application of this model is given. The searching behaviour of flower bugs is random and thus Holling model (1959)

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp \left[- \left(\frac{a p_t}{1 + a T_h N_t} \right) \right]$$

is used and we use E instead of a, to test the field life table data of cotton bollworm i.e.

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp \left[- \left(\frac{E P_t}{1 + E T_h N_t} \right) \right]$$

The result obtained is also satisfactory. Moreover it is easily seen that E may be extensively used in other mathematical models of searching efficiency in pest-natural enemy systems.