

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

III. 模拟模型的进一步研究*

李 超

(中国科学院动物研究所)

根据实验室实验的结果,李超等(1982a、b)分别提出了草间小黑蛛-棉铃虫作用系统和草间小黑蛛-棉铃虫-棉蚜作用系统的模拟模型。本文通过大田中进行的笼罩实验结果,进一步完善了功能反应参数的修正方法,使模型的行为更接近于实际情形。在此基础上,对描述草间小黑蛛-棉铃虫-棉蚜作用系统的四种可能的模拟模型的行为,通过数值模拟的结果来进行初步的探讨。

一、材料和方法

笼罩实验于1982年6月下旬到7月上旬在河北省饶阳县五公公社五公大队棉田中进行,日平均温度为25.4℃。所用笼罩的长、宽和高均为100厘米,周围的铁纱为14目。实验分两组进行,一组中每笼罩内有4株棉花,另一组中每笼罩内有8株棉花。在每组实验中测定草间小黑蛛雌成蛛对棉铃虫一龄幼虫的功能反应,并设置相应的对照。功能反应测定中所用的猎物密度分别为4、8、16、32和64,重复4次以上,均于24小时后检查结果。

实验材料的采集、饲养、实验前的预处理、参数估计和数值模拟的方法均同李超等(1982a)。

二、结果和分析

1. 功能反应参数的修正方法

从笼罩实验的结果和在实验室内不同容器中的实验结果,按李超等(1982a)的方法可以求出描述功能反应参数随实验空间大小及实验空间复杂程度变化的方程:

$$a = f_1(u) = 1.3929u^{-0.151576}$$

$$a = f_1(v) = 1.21515v^{-0.31432}$$

* 本项工作在马世骏教授、丁岩钦副教授领导下进行,丁岩钦副教授并审阅文稿。肖跃同志协助制做笼罩。在研究过程中得到河北省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。

$$T_h = f_2(u) = 0.0142502u / (1 + 0.54556u)$$

$$T_h = f_2(v) = 0.0329837v / (1 + 1.20731v) \quad (1)$$

其中 u 为实验容器的底面积, v 为实验容器的分格数或平均每株棉花的叶、蕾、花和铃的总数。因此, 随实验条件的不同而引起的功能反应参数变化为:

$$a = g_1(X) = X^{-0.151576}$$

$$a = g_1(Y) = Y^{-0.31432}$$

$$T_h = g_2(X) = 100X / (1 + 98.9772X)$$

$$T_h = g_2(Y) = 100Y / (1 + 99.4444Y) \quad (2)$$

其中 X 为用对培养皿底面积的倍数表示的空间大小, Y 为用平均每株棉花的叶、蕾、花和铃的总数表示的空间复杂程度。于是可得到功能反应参数的修正方程:

$$a = a_l \cdot g_1(X) \cdot g_1(Y)$$

$$= a_l \cdot X^{-0.151576} Y^{-0.31432} \quad (3)$$

$$T_h = T_{hl} \cdot g_2(X) \cdot g_2(Y)$$

$$= 10000 T_{hl} XY / [(1 + 98.9772X)(1 + 99.4444Y)]$$

其中 a_l 和 T_{hl} 表示由实验室实验的结果估计出的参数值。数值计算的结果见图 1。从图 1 中可以看到: 随着实验空间的加大和实验空间复杂程度的增加, 参数 a 逐渐降低而 T_h 却极为缓慢地上升。

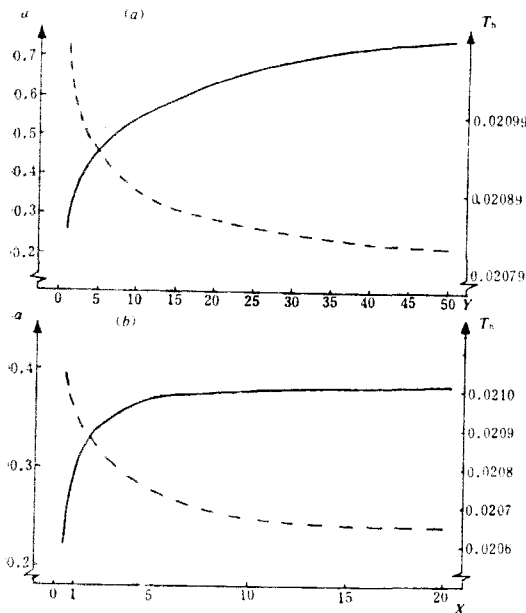


图 1 空间异质性功能反应参数的影响。(a) $X=10$, (b) $Y=30$ (---, a ; —, T_h)。计算中所用参数值为: $a_l=1.02905$, $T_{hl}=0.0206947$

Hassell *et al.* (1976) 曾分析了参数 a 的三个主要构成成分是捕食者与猎物的运动速度、捕获成功率以及捕食者对猎物发生反应的最大距离。按照捕食者是以其视觉能力来发现猎物的假定, 一个捕食者对一定大小的猎物所能发生反应的最大距离一般来说是相对地固定的。因此捕食者与猎物之间的距离在决定参数 a 的大小方面就显得较为重要。实验空间的加大和空间复杂程度的增加都使得捕食者和猎物之间的相对平均距离加大, 这种情形使捕食者和猎物之间的相遇频率相应地减少, 从而使参数 a 降低。

2. 三物种作用系统模拟模型的研究

在李超等 (1982 b) 提出的三物种作用系统的模拟模型中做出了以下假定: (1) 棉蚜为草间小黑蛛的一种替代食物; (2) 两猎物种群均具有 logistic 型生长; (3) 草间小黑蛛对两种猎物都呈随机型寻找, 且对棉铃虫幼虫有固定的喜好程度。这里把李超等 (1982 b) 的模型做为模型 A, 并通过用经过

修正的参数所进行的数值模拟, 进一步地研究这类模型的行为。

模型 A:

$$\begin{aligned} N_{1,t+1} &= N_{1,t} \left[1 + r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left(-\frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \\ N_{2,t+1} &= N_{2,t} \left[1 + r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[-\frac{E(1-Q_1)}{N_{2,t}} \right] \\ P_{t+1} &= EBQ_1 + XP_t \end{aligned} \quad (4)$$

其中

$$E = \frac{dP_t^{1-m} \sum F_i a_i \sum N_{i,t}}{1 + \sum F_i a_i \sum F_i T_{hi} \sum N_{i,t}}, \quad Q_1 = \frac{C_1 F_1}{C_1 F_1 + 1 - F_1}.$$

该模型中的 $N_{1,t}$ 、 $N_{1,t+1}$ 、 $N_{2,t}$ 、 $N_{2,t+1}$ 、 P_t 、 P_{t+1} 分别表示棉铃虫、棉蚜和草间小黑蛛在世代 t 和 $t+1$ 的种群数量; r_1 、 r_2 、 K_1 、 K_2 分别为两猎物种群的内禀增长率和环境对它们的负荷量; m 为干扰常数; X 为捕食者对除棉铃虫以外的其它猎物的依赖程度; Q_1 为捕获棉铃虫数占总捕获猎物数的比例; d 和 B 为常数。

描述种群的 logistic 型生长的差分方程常有两种型式, 即

$$N_{t+1} = N_t \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] \quad (5a)$$

和

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] \quad (5b)$$

而捕获棉铃虫数在随机捕食的假定下也可用两种形式来进行计算。一种是按 Hassell (1981) 的通过计算存活率来计算, 即

$$N_{a_1} = N_1 \left[1 - \exp \left(-\frac{EQ_1}{N_1} \right) \right] \quad (6a)$$

另一种为直接计算, 即

$$N_{a_1} = EQ_1 \quad (6b)$$

于是, 我们可以得到另外三个模型如下:

模型 B:

$$\begin{aligned} N_{1,t+1} &= N_{1,t} \left[1 + r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left(-\frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \\ N_{2,t+1} &= N_{2,t} \left[1 + r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[-\frac{E(1-Q_1)}{N_{2,t}} \right] \\ P_{t+1} &= BN_{1,t} \left[1 - \exp \left(-\frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \right] + XP_t \end{aligned} \quad (7)$$

模型 C:

$$\begin{aligned} N_{1,t+1} &= N_{1,t} \exp \left[r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left(-\frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \\ N_{2,t+1} &= N_{2,t} \exp \left[r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[-\frac{E(1-Q_1)}{N_{2,t}} \right] \\ P_{t+1} &= EBQ_1 + XP_t \end{aligned} \quad (8)$$

模型D:

$$\begin{aligned}
 N_{1,t+1} &= N_{1,t} \exp \left[r_1 \left(1 - \frac{N_{1,t}}{K_1} \right) \right] \exp \left(- \frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \\
 N_{2,t+1} &= N_{2,t} \exp \left[r_2 \left(1 - \frac{N_{2,t}}{K_2} \right) \right] \exp \left[- \frac{E(1-Q_1)}{N_{2,t}} \right] \\
 P_{t+1} &= BN_{1,t} \left[1 - \exp \left(- \frac{EQ_1}{N_{1,t}} \right) \right] + XP_t
 \end{aligned} \quad (9)$$

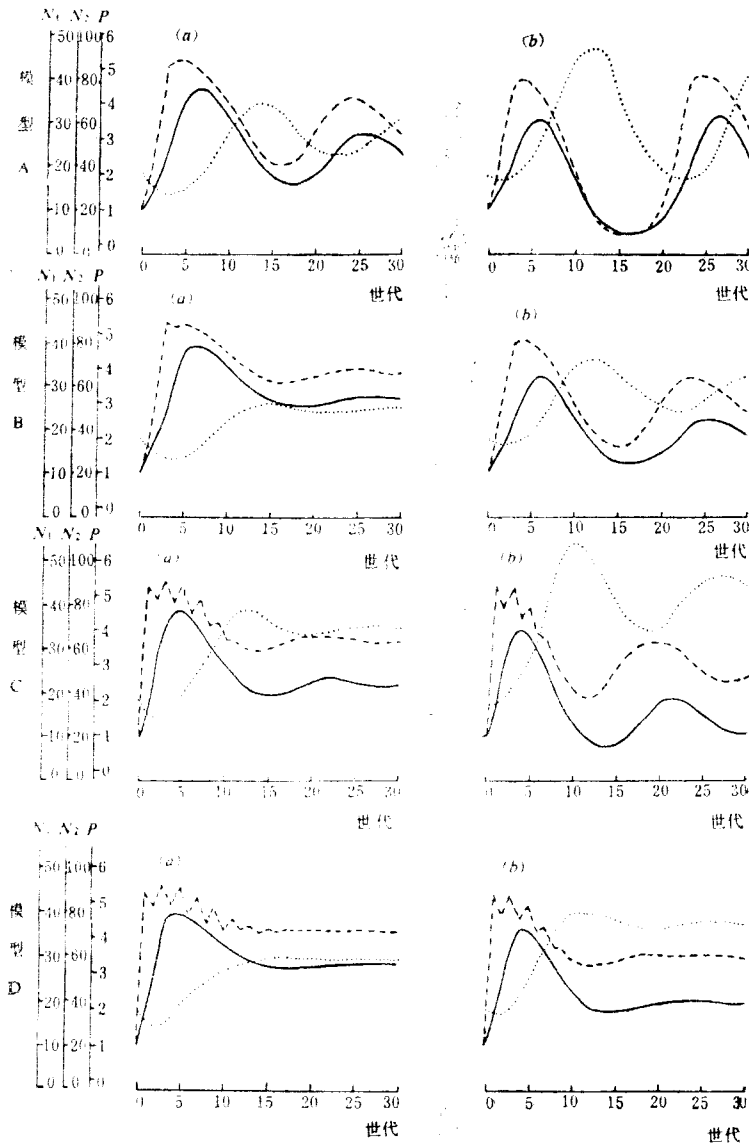


图2 当 $d=1$, $m=0$ 时模拟模型的行为。(a) $X=0.7$, (b) $X=0.8$ (—, N_1 ; ---, N_2 ; ···, P)。模拟中所用参数值为: $a_1=0.2539472$; $a_2=0.2424557$; $T_{h_1}=0.0206943$; $T_{h_2}=0.00816664$; $r_1=1$; $r_2=2.5$; $K_1=50$; $K_2=100$; $B=0.1$; $C_1=0.6179323$ 。模拟初值为 $N_1=10$; $N_2=20$; $P=2$

当 $d=1$, $m=0$ 时, 参数 X 的变化对模型行为的影响可见图2。从图2可以看出: 随 X 值的加大, 这四个模型的稳定性均下降。也就是说, 捕食者对棉铃虫种群的依赖程度越大, 该作用系统就越稳定。由图2中还可以看出: 模型B比模型A稳定, 而模型D的稳定性又比模型C要大。这说明用方程(6a)来计算捕获棉铃虫数要比用方程(6b)更能使模型的稳定性增加。

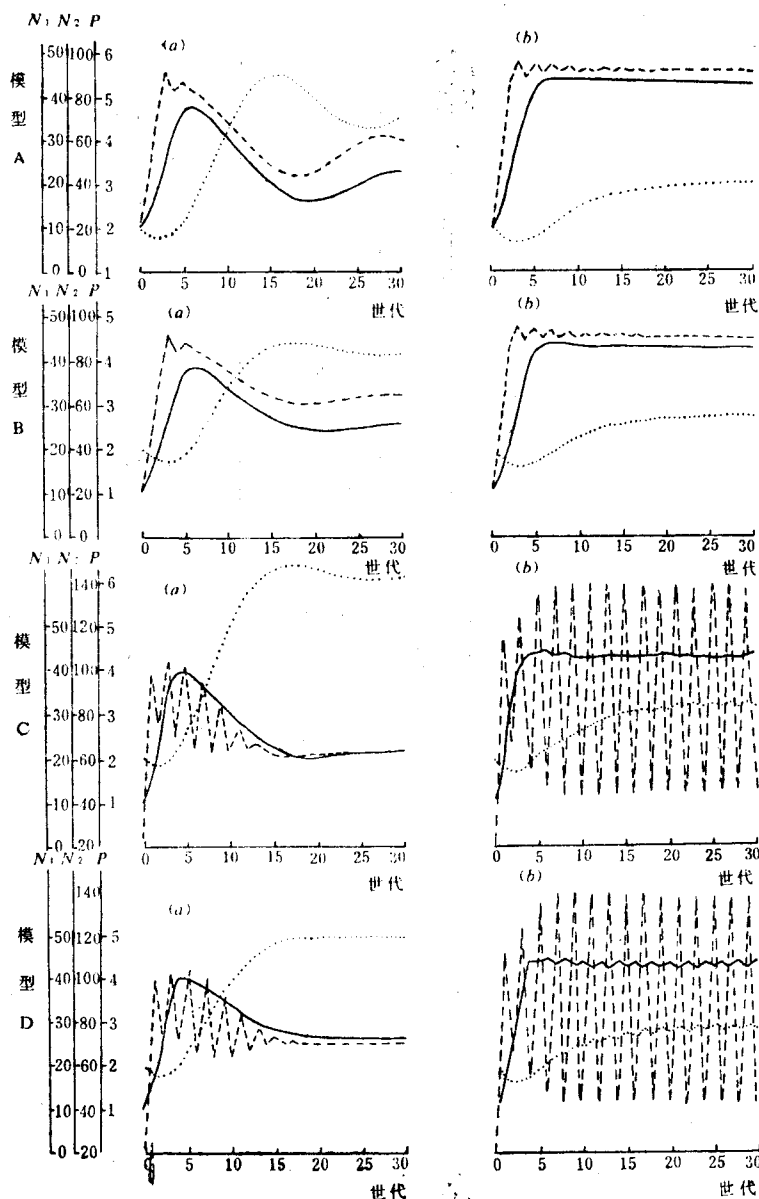


图3 相互干扰对模型行为的影响 (a) $m=0.1$; (b) $m=0.7$ (—, N_1 ; ---, N_2 ; ·····, P)。模拟中所用参数值和模拟初值均同图2的说明。

当捕食者个体间存在相互干扰情形时的数值模拟结果见图3。从图3中可以看到: 在模

型 A 和模型 B 中,随着 m 值的加大,三物种作用的结果接近稳定平衡点的速度也加快,即作用系统的稳定性增加;而在模型 C 和模型 D 中,三物种的作用结果随 m 值的加大,由稳定平衡点逐渐变成在两点间的振荡,也就是说,作用系统的稳定性下降。这个结果说明在模型中用方程 (5a) 描述种群的 logistic 型生长比用方程 (5b) 更能使作用系统模型趋向于稳定。

表 1 m 值对平衡种群密度值的影响

模 型	平衡种群 密度	物 种	N_1	N_2	P
	m				
A	0.1		20.2714	54.8864	4.72937
	0.7		42.3187	89.5919	3.02389
B	0.1		24.9874	62.8837	4.16597
	0.7		42.5514	89.9207	2.75853
C	0.1		21.3284	62.8806	6.1152
	0.7		41.8711 43.1865 ¹⁾	44.7919 135.863 ¹⁾	3.13579 ¹⁾ 3.23072
D	0.1		26.7242	69.8662	4.97323
	0.7		42.0806 43.3992 ¹⁾	44.1677 137.034 ¹⁾	2.84913 2.93159 ¹⁾

1) 两点振荡中的两个数值。

由图 3 表达的模型行为还可以看到:随着 m 值的加大,两猎物种群的平衡种群密度水平上升,而捕食者种群的平衡种群密度水平下降。表 1 为数值模拟的具体结果。从对表 1 的进一步分析可以看到:两猎物种群的平衡种群密度水平的上升幅度在模型 B 和模型 D 中比在模型 A 和模型 C 中要小,而捕食者种群的平衡种群密度水平的下降幅度在模型 B 和模型 D 中比在模型 A 和模型 C 中小些。这说明用方程 (6a) 计算捕获棉铃虫数要比用方程 (6b) 计算更能使模型的稳定性增加。

三、结 论

1. 随着观察空间的大小和复杂程度的增加,功能反应参数 a 逐渐降低,而 T_h 缓慢上升。
2. 草间小黑蛛对棉铃虫种群的依赖程度越大,则该三物种作用系统越稳定。
3. 捕食者个体间相互干扰程度的加大,会使两猎物种群的平衡种群密度水平上升,使捕食者种群的平衡种群密度水平下降。
4. 用差分方程 $N_{t+1} = N_t \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right]$ 来描述猎物种群的 logistic 型生长,比用差分方程 $N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right]$ 来进行描述,更能使模型趋向于稳定。
5. 用方程 $N_{a1} = N_1 \left[1 - \exp \left(- \frac{EQ_1}{N_1} \right) \right]$ 来计算捕获棉铃虫数,要比用方程 $N_{a1} = EQ_1$ 进

行计算,更能使模型的稳定性增加。

参 考 文 献

- 李超、丁岩钦、马世骏 1982a 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.
 李超、丁岩钦、马世骏 1982b 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。生态学报 2(4): 363—374
 Hassell, M. P. 1981 Arthropod Predator-Prey System. In "Theoretical Ecology, Principles and Applications". (Ed. May, R. M.), 2nd Edition. p. 105—131.
 Hassell, M. P., J. H. Lawton, and J. R. Beddington 1976 The components of arthropod predation. I. The prey death rate. *J. Anim. Ecol.* 45:135—164.

STUDIES OF PREDATION AND SIMULATION MODEL OF DWARF SPIDER ERIGONIDIUM GRAMINICOLUM TO COTTON BOLLWORM HELIOTHIS ARMIGERA III. THE FURTHER STUDY OF THE SIMULATION MODEL

LI CHAO

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

This paper consists of two parts. In the first part, a modified method of the functional response parameters was presented by adding the cage experimental results, which makes the calculated results approach natural conditions better. On the basis of the above mentioned results, we primarily discuss the behaviour of the four possible simulation models describing the interaction system of the dwarf spider, cotton bollworm and cotton aphid by the results of numerical simulation in the second part. The research results show: (1) With the increase of the interference between predator individuals, the equilibrium population densities of the two prey species will grow up, and the predator's will come down. (2) Describing the population logistic growth form with the difference equation $N_{t+1} = N_t[1 + r(1 - N_t/K)]$ will make the model more stable than with the other difference equation $N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - N_t/K)]$. (3) The calculation of the amount of prey captured using the equation $N_{a1} = N_1(1 - \exp(-EQ_1/N_1))$ will increase the stability of the model more than using the equation $N_{a1} = EQ_1$.