

# 天敌-害虫系统中两种天敌与一种害虫 相互作用形式的几个数学模型\*

兰仲雄 丁岩钦 陈玉平

(中国科学院动物研究所)

## 摘 要

本文运用简单的概率思考,对两种天敌与一种害虫的捕食行为或拟寄生行为给出互不相容的,相容的,及相互独立的统计描述。对近年来由Hassell、May、Beddington等人为了提供生物防治的理论依据,所提出的天敌与害虫相互作用数学模型中作用率(捕食率,拟寄生率)给以确切的概率涵义。并对两种天敌与一种害虫的不同形式的相互作用,提出5个数学模型,其中有的是改进前人的模型;有的是田间生态系统中常见的,而尚未有人提出过的。文中还分别就随机寻找和非随机寻找两种情况下,将模型参数的变动影响及种群动态的趋势进行了数值模拟。

随着害虫对化学农药产生抗性,化学农药对有益动物和人畜家禽的毒害作用,以及对环境的污染,在害虫控制方面,自从60年代以来国内外利用生物防治害虫已成为植物保护工作的重要措施之一。随着生物防治工作的发展,就要求有一个较为系统的符合经济学原则的定量方法来指导害虫的管理工作。从而促进了数学生态学中“天敌-害虫”作用系统的数学模型在近十几年来的迅速发展。

由于天敌与害虫之间存在着极为复杂的相辅相克关系,这种关系不仅表现在相互简单的数量消长动态上,而且包含着复杂的两物种间的空间结构,行为特性以及对环境因素的适应等方面。因此,在天敌-害虫系统的数学模型中,过去很多文献主要系描述一种天敌与一种害虫的两个物种间相互作用关系的模型,并且将天敌与害虫行为特性中的一些重要成分(如密度效应,寻找效应、干扰效应等)不断地包含在模型中去,使模型日趋完善,这方面的工作已经证实不仅可以鉴别出各个参数对天敌-害虫系统稳定性的作用大小,而且对田间生物防治起了一定的作用,并收到较好的效果(Rabbage, 1976; Varley *et al*, 1976)。

由于自然界中,种间关系是复杂的,常常存在一种天敌同时攻击两种或两种以上害虫的现象,在这种情况下,描述此类关系的模型除了包括上述两物种关系的参数外,又增加了害虫之间的竞争参数,天敌对害虫的选择参数(May, 1976; 李超等, 1982)。

再者一种害虫在田间通常亦不仅仅受一种天敌的攻击,而系同时要经受两种或多种天敌的攻击。并且亦会出现其中一种天敌既攻击害虫亦攻击另一种天敌的情况,关于这类模型由于在天敌-害虫系统中相互作用关系较为复杂,因此,发表的文献亦较少。Beddington-Hammond (1977)提出如果第一种拟寄生天敌(P)寄生于一种寄主(N)上,而第二种拟寄生物(Q)紧随着寄生于已被P寄生过的N中的个体上,则其数学模型为

\* 本文承王莽莽同志进行模拟计算,肖跃同志代为绘图,特此致谢。

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t F_0(N_t) F_1(P_t) \\ P_{t+1} = N_t [1 - F_1(P_t)] F_2(Q_t) \\ Q_{t+1} = N_t [1 - F_1(P_t)] [1 - F_2(Q_t)] \end{cases}$$

其中带下标 $t$ 及 $t+1$ 的 $N$ 、 $P$ 、 $Q$ 分别为寄主，与两种拟寄生物在 $t$ 和 $t+1$ 世代的数量或密度。 $F_0(N_t)$ 为寄主增长率，与它本身的密度有关，如 $F_0(N_t) = \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})]$ 。 $F_1(P_t)$ 为寄主没有被 $P$ 寄生的概率。 $F_2(Q_t)$ 为第一寄生物中没有被 $Q$ 寄生的概率。

该文具体讨论的是随机寻找，即 $F_1(P_t) = \exp(-aP_t)$ ， $F_2(Q_t) = \exp(-bQ_t)$ 。Hassell (1979)、May与Hassell(1981)提出过下面模型。

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t F_1(P_t) F_2(Q_t) \\ P_{t+1} = N_t [1 - F_1(P_t)] \\ Q_{t+1} = N_t F_1(P_t) [1 - F_2(Q_t)] \end{cases}$$

他们认为此模型可应用于在实际系统中常出现的两种截然不同的情况：(i)  $P$ 先寄生于 $N$ ， $Q$ 是紧跟在 $P$ 作用完了才对 $N$ 的余存者进行寄生。这种情况是：世代不重迭的寄主种群是在它的不同的发育阶段上被寄生的。或(ii)  $P$ 和 $Q$ 一起寄生于 $N$ 的同一个发育阶段的成员中，但 $P$ 的幼虫对付 $Q$ 的幼虫总是竞争的获胜者。亦即发生多寄生(Multi-Parasitoid)情况。文中具体地讨论的是非随机寻找，即

$$F_1(P_t) = [1 + \frac{a_1 P_t}{k_1}]^{-k_1}$$

$$F_2(Q_t) = [1 + \frac{a_2 Q_t}{k_2}]^{-k_2}$$

$a_1$ 、 $a_2$ 分别表示 $P$ 、 $Q$ 对 $N$ 的寻找效应。 $k_1$ 、 $k_2$ 分别为负二项分布的参数 $k$ 值。

本文运用概率思考，对近来提出的若干模型中的作用率(捕食率、寄生率)给以确切的概率涵义，并对两种天敌与一种害虫相互作用的形式，考虑到种间竞争和种内干扰，给出了几个较为接近于实际的数学模型。

## 一、两种天敌与一种害虫相互作用的数学模型

设 $A$ 、 $B$ 分别表示两种天敌种群 $P$ 、 $Q$ 对同一种害虫种群 $N$ 的相互作用(同是捕食或同是拟寄生或一个捕食，一个拟寄生)的事件，其概率分别为 $p_1(P)$ 、 $p_2(Q)$ 。大家熟知，任意事件和的概率公式是

$$p(A \cup B) = p(A) + p(B) - p(A \cap B)$$

为了后面论述方便起见，我们先叙述两个简单的事实如下：

a)若 $P$ 、 $Q$ 同是捕食天敌，则 $p(A \cap B) = 0$ 及

$$p(A \cup B) = p(A) + p(B) = p_1(P) + p_2(Q)$$

没被天敌捕食的害虫数 $= N[1 - P_1(P) - P_2(Q)]$

b)若 $P$ 、 $Q$ 同是拟寄生天敌，则一般 $p(A \cap B) \neq 0$ ，但当 $A$ 、 $B$ 互不相容时，仍有

$$p(A \cup B) = p_1(P) + p_2(Q)$$

没被天敌寄生的害虫数 =  $N[1 - p_1(P) - p_2(Q)]$

当 A、B 相互独立时,

$$p(A \cup B) = p_1(P) + p_2(Q) - p_1(P)p_2(Q)$$

没被天敌寄生的害虫数 =  $N[1 - p_1(P) - p_2(Q) + p_1(P)p_2(Q)] = N[1 - p_1(P)][1 - p_2(Q)]$

下面就几种不同作用形式给出其相应的数学模型。

1. 如果两种天敌 P、Q 同时作用于同一种害虫 N, 但它们的作用是互不相容的(图 1)。根据前述的简单事实易知其数学模型应为

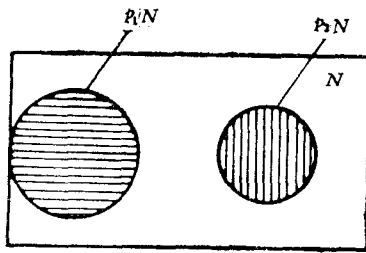


图 1 两种天敌 P、Q 互不相容地作用于 N

$$\text{模型(1)} \begin{cases} N_{t+1} = N_t f_0(N_t) [1 - p_1(P_t) - p_2(Q_t)] \\ P_{t+1} = c_1 N_t p_1(P_t) \\ Q_{t+1} = c_2 N_t p_2(Q_t) \end{cases}$$

其中带下标的 N、P、Q 分别表示在 t+1、t 世代的害虫和两种天敌的数量或密度。f<sub>0</sub>(N<sub>t</sub>) 表示害虫种群每个个体的增长率, 它是害虫密度的函数, 通常为

$$f_0(N_t) = \lambda = e^r$$

或

$$f_0(N_t) = \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})]$$

这里 λ 为害虫种群的有限增长率, γ 为内禀增长率, p<sub>1</sub>(P<sub>t</sub>)、p<sub>2</sub>(Q<sub>t</sub>) 分别为 N 中的每一个害虫被 P、Q 捕食或寄生的作用概率, c<sub>1</sub>、c<sub>2</sub> 是两个小于 1 的正常数。在拟寄生情况, c<sub>1</sub> = c<sub>2</sub> = 1。

若天敌作用是随机寻找, 并考虑到温度对攻击率的影响, 则模型 (1) 应取具体形式

$$\begin{cases} N_{t+1} = f_0(N_t) [\exp(-E_1 P_t) + \exp(-E_2 Q_t) - 1] \\ P_{t+1} = c_1 N_t [1 - \exp(-E_1 P_t)] \\ Q_{t+1} = c_2 N_t [1 - \exp(-E_2 Q_t)] \end{cases}$$

式中

$$E_i = \frac{K_i}{1 + \exp[-r_i(T - T_{if})]} \left\{ 1 - \exp[-(\frac{T - T_{iL}}{\delta_i})^2] \right\} \left\{ 1 - \exp[-(\frac{T - T_{iH}}{\delta_i})^2] \right\}$$

(i = 1, 2) 分别是 P、Q 对 N 的攻击率。T 是温度。其余参数的意义见丁岩钦等 (1982) 的文章。

若作用是非随机寻找 (负二项分布时), 则该数字模型成为

$$\begin{cases} N_{t+1} = f_0(N_t) N_t [(1 + \frac{E_1 P_t}{k_1})^{-k_1} + (1 + \frac{E_2 Q_t}{k_2})^{-k_2} - 1] \\ P_{t+1} = c_1 N_t [1 - (1 + \frac{E_1 P_t}{k_1})^{-k_1}] \\ Q_{t+1} = c_2 N_t [1 - (1 + \frac{E_2 Q_t}{k_2})^{-k_2}] \end{cases}$$

2. 如果 P 先对 N 作用, Q 是紧随 P 作用完了才对 N 的余存者作用 (图 2), 则表示该作用关系的数字模型为

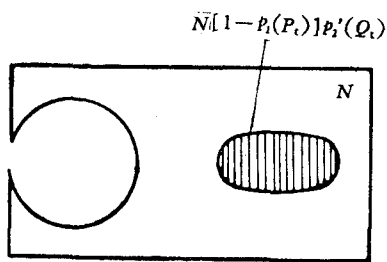


图2 P首先作用于N、Q紧随在P作用完后作用于N的余存者

$$\text{模型(2)} \begin{cases} N_{t+1} = f_0(N_t)N_t[1-p_1(P_t)][1-p_2'(Q_t)] \\ P_{t+1} = c_1N_t p_1(P_t) \\ Q_{t+1} = c_2N_t[1-p_1(P_t)][p_2'(Q_t)] \end{cases}$$

式中  $p_2'(Q_t)$  表示  $Q$  对  $N$  的余存者的作用概率。注意：这里不该用  $Q$  对  $N$  的作用概率  $p_2(Q_t)$ ，其理由后面论及。一般我们采用  $p_2'(Q_t) = \delta p_2(Q_t)$  或  $1-p_2'(Q_t) = \mu[1-p_2(Q_t)]$ ， $\delta$  或  $\mu$  是适当的小于 1 的正常数。

与模型 (1) 中所讨论的一样，对于天敌的寻找行为可以是随机的和非随机的两种情况，因而模型 (2) 也可分别有其相应的两种具体形式，这里就不重复了。

例如：假定  $f_0(N_t) = \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})]$ ， $K$  是寄主（或被食者）种群的饱和平衡水平。

$P$ 、 $Q$  对  $N$  的寻找行为都是随机的，而且它们都有种内干扰效应，则其数学模型为

$$\begin{cases} N_{t+1} = \mu_2 N_t \exp[r(1 - \frac{N_t}{K}) - E_1 P_t^{1-m_1} - E_2 Q_t^{1-m_2}] \\ P_{t+1} = c_1 N_t [1 - \exp(-E_1 P_t^{1-m_1})] \\ Q_{t+1} = c_2 \delta_2 N_t \exp(-E_1 P_t^{1-m_1}) [1 - \exp(-E_2 Q_t^{1-m_2})] \end{cases}$$

其中  $m_1$ 、 $m_2$  分别是  $P$ 、 $Q$  的种内干扰系数，

若  $P$ 、 $Q$  对  $N$  的寻找行为都是非随机的，则其数学模型为

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t \mu_2 \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})] \left[1 + \frac{E_1 P_t^{1-m_1}}{k_1}\right]^{-k_1} \left[1 + \frac{E_2 Q_t^{1-m_2}}{k_2}\right]^{-k_2} \\ P_{t+1} = C_1 N_t [1 - (1 + \frac{E_1 P_t^{1-m_1}}{k_1})^{-k_1}] \\ Q_{t+1} = C_2 \delta_2 N_t [1 + \frac{E_1 P_t^{1-m_1}}{k_1}]^{-k_1} [1 - (1 + \frac{E_2 Q_t^{1-m_2}}{k_2})^{-k_2}] \end{cases}$$

为了说明参数对种群动态的影响，今设  $r = \ln 2$ ， $K = 25$ ， $k_1 = 0.25$ ， $k_2 = 3.0$ ， $E_1 = 0.1$ ， $E_2 = 0.085$ ， $\delta_2 = 0.9$ ， $\mu_2 = 0.85$ ， $m_1 = m_2 = 0$ ，其  $N$ 、 $P$ 、 $Q$  作用的模拟曲线见图 3。若增加

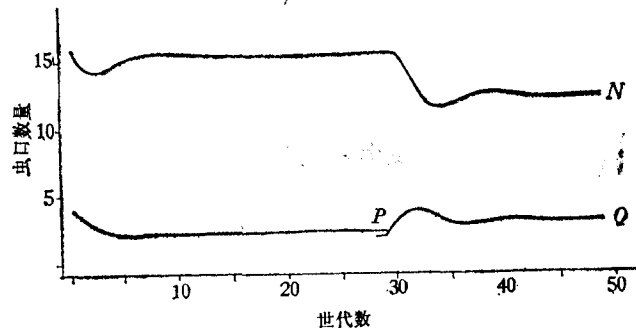


图3 模型(2)中当参数  $r = \ln 2$ ， $K = 25$ ， $E_1 = 0.1$ ， $E_2 = 0.085$ ， $\delta = 0.9$ ， $\mu = 0.85$ ， $k_1 = 0.25$ ， $k_2 = 3.00$ ， $m_1 = m_2 = 0$  时， $P$ 、 $Q$  与  $N$  间相互作用的模拟

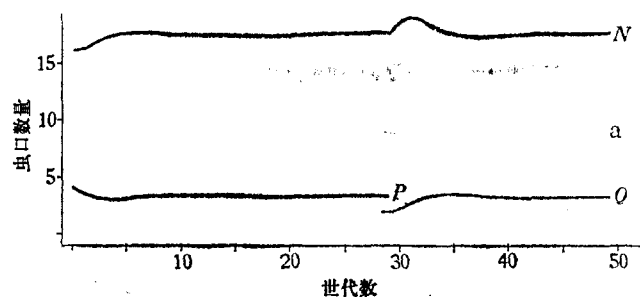


图4 a 不同 $m_1$ 、 $m_2$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态作用模拟  
 $m_1=0.2$ ,  $m_2=0.2$ 其余参数值同上图

图4 b 不同 $m_1$ 、 $m_2$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态作用模拟  
 $m_1=0.4$ ,  $m_2=0.4$

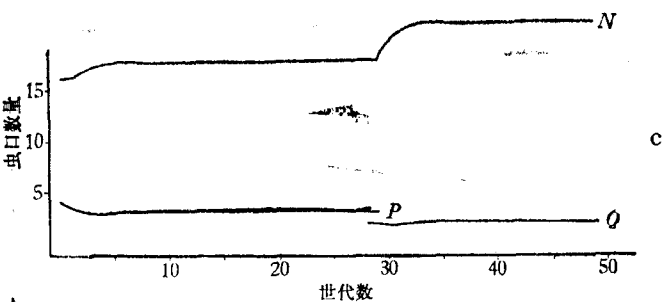
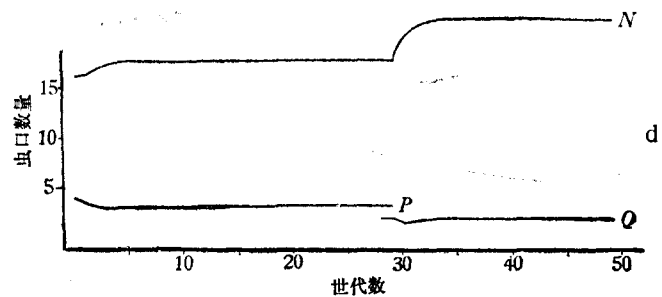


图4 c 不同 $m_1$ 、 $m_2$ 值对 $p$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态作用模拟  
 $m_1=0.6$ ,  $m_2=0.6$ 其余参数值同上图

图4 d 不同 $m_1$ 、 $m_2$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态作用模拟  
 $m_1=0.8$ ,  $m_2=0.8$



$P$ 、 $Q$ 种内的相互干扰效应, 设 $m_1 = 0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ 时 $m_2$ 亦相应分别为 $0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ 。其作用模拟曲线见图4 a、b、c、d。从图中可以看出, 当 $m_1, m_2$ 值相应增大时,  $Q_t, P_t$ 值由 $3.3, 2.9$ 逐渐降至 $2.97, 1.94$ , 而 $N_t$ 却由 $1.72$ 增至 $21.5$ 。

3. 如果 $P$ 、 $Q$ 同时拟寄生于 $N$ , 但它们的作用是相互独立的(见图5)。并考虑到它们在寄生中的竞争效应, 则相应的数学模型应为

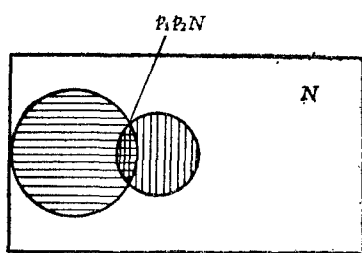


图5 两种天敌 $P$ 、 $Q$ 相互独立地寄生于 $N$

们在寄生中的竞争效应, 则相应的数学模型应为

$$N_{t+1} = N_t f_0(N_t) [1 - p_1(P_t)] [1 - p_2(Q_t)]$$

$$P_{t+1} = N_t \left[ p_1(P_t) - \frac{b}{a+b} P_t p_1(P_t) p_2(Q_t) \right]$$

模型(3)

$$Q_{t+1} = N_t \left[ p_2(Q_t) - \frac{a}{a+b} P_t p_1(P_t) p_2(Q_t) \right]$$

式中 $a:b$ 是 $P$ 、 $Q$ 在多寄生(multi-parasitoid)中通过对于营养物的竞争, 决定出的 $P$ 对 $Q$ 的成活比。

由于系两种天敌同时对一种害虫进行攻击, 为了使模型进一步反映实际情况, 应该考虑两种天敌在攻击过程中的竞争效应。如把这种攻击时竞争效应和它们本种内的干扰效应都在天敌-害虫作用系统中反映出来, 则模型(3)应取如下的更一般的形式

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t f_0(N_t) [1 - p_1(N_t, P_t, Q_t)] [1 - p_2(N_t, Q_t, P_t)] \\ P_{t+1} = N_t \left[ p_1(N_t, P_t, Q_t) - \frac{b}{a+b} p_1(N_t, P_t, Q_t) p_2(N_t, Q_t, P_t) \right] \\ Q_{t+1} = N_t \left[ p_2(N_t, Q_t, P_t) - \frac{a}{a+b} p_1(N_t, P_t, Q_t) p_2(N_t, Q_t, P_t) \right] \end{cases}$$

式中 $p_1(N_t, P_t, Q_t)$ 是每个害虫被天敌种群 $P$ 的作用概率, 它不但取决于 $N_t$ 及 $P_t$ , 而且还取决于 $m_1$  (反映 $p$ 的种内干扰)及 $\alpha Q_t$  (反映种间竞争)。同样 $p_2(N_t, Q_t, P_t)$ 是天敌种群 $Q$ 对每个害虫的作用概率, 它不但取决于 $N_t$ 及 $Q_t$ , 而且还取决于 $m_2$  (反映种内干扰)及 $\beta P_t$  (反映种间竞争)。当然, 偏导数 $\frac{\partial p_1}{\partial m_1}, \frac{\partial p_1}{\partial Q}, \frac{\partial p_2}{\partial p}, \frac{\partial p_2}{\partial m_2}$ , 都为负的且 $\frac{\partial p_1}{\partial p} > 0, \frac{\partial p_2}{\partial Q} > 0$ 。

一个特殊的例: 设 $f_0(N_t) = \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})]$ 且 $P$ 、 $Q$ 的寻找行为都是非随机的,

$$p_1(N_t, P_t, Q_t) = 1 - \left[ 1 + \frac{E_1(P_t^{1-m_1} - \alpha Q_t)}{k_1} \right]^{-k_1}$$

$$p_2(N_t, Q_t, P_t) = 1 - \left[ 1 + \frac{E_2(Q_t^{1-m_2} - \beta P_t)}{k_2} \right]^{-k_2}$$

式中 $E_1, E_2$ 分别是 $P$ 、 $Q$ 对 $N$ 的寻找效率。 $m_1, m_2$ 分别是 $P$ 、 $Q$ 的种内干扰系数。 $\alpha, \beta$ 分别是 $Q$ 对 $P$ 、 $P$ 对 $Q$ 的种间寻找竞争系数。于是数字模型成为

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] \left[ 1 + \frac{E_1(P_t^{1-m_1} - \alpha Q_t)}{k_1} \right]^{-k_1} \left[ 1 + \frac{E_2(Q_t^{1-m_2} - \beta P_t)}{k_2} \right]^{-k_2}$$

$$P_{t+1} = N_t \left\{ 1 - \left[ 1 + \frac{E_1(P_t^{1-m_1} - \alpha Q_t)}{k_1} \right]^{-k_1} \right\} \left\{ \frac{a}{a+b} + \frac{b}{a+b} \left[ 1 + \frac{E_2(Q_t^{1-m_2} - \beta P_t)}{k_2} \right]^{-k_2} \right\}$$

$$Q_{t+1} = N_t \left\{ 1 - \left[ 1 + \frac{E_2(Q_t^{1-m_2} - \beta P_t)}{k_2} \right]^{-k_2} \right\} \left\{ \frac{b}{a+b} + \frac{a}{a+b} \left[ 1 + \frac{E_1(P_t^{1-m_1} - \alpha Q_t)}{k_1} \right]^{-k_1} \right\}$$

为了说明参数对种群动态的影响, 今设  $r = \ln 2$ ,  $K = 25$ ,  $k_1 = 0.25$ ,  $k_2 = 3.0$ ,  $E_1 = 0.1$ ,  $E_2 = 0.085$ ,  $a = b = 1$  即  $\frac{a}{a+b} = \frac{b}{a+b} = \frac{1}{2}$ ,  $m_1 = m_2 = 0$ ,  $\alpha = \beta = 0$ , 则  $P$ 、 $Q$  与  $N$  相互作用关系的模拟曲线见图 6。若其它参数值不变, 仅变动参数  $\alpha$  与  $\beta$  值, 即可看出当  $\alpha = \beta = 0$  时,

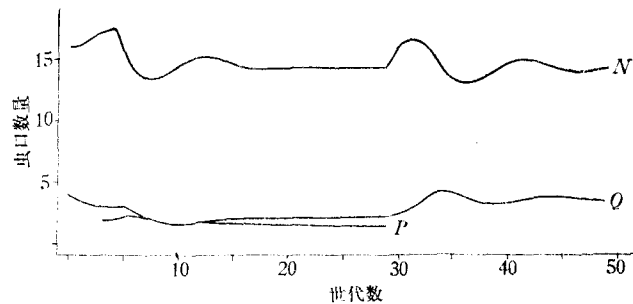


图 6 模型 (3) 中, 当  $r = \ln 2$ ,  $K = 25$ ,  $E_1 = 0.085$ ,  $\alpha = \beta = 0$ ,  $k_1 = 0.25$ ,  $k_2 = 3.0$ ,  $m_1 = m_2 = 0$ ,  $a = b = 1$  时,  $P$ 、 $Q$  与  $N$  的作用动态模拟。

$P$  处于下降状态, 而  $Q$  有上升的趋势。当  $\alpha = 0.02$ ,  $\beta = 0.08$  时, 则  $P$  趋于上升,  $Q$  趋于下降。但当  $Q$  增大对  $P$  的竞争,  $\alpha = 0.04$ , 或减低了  $P$  对  $Q$  的竞争,  $\beta = 0.06$  时,  $P$  又表现出下降的趋势见图 6 a、b、c。

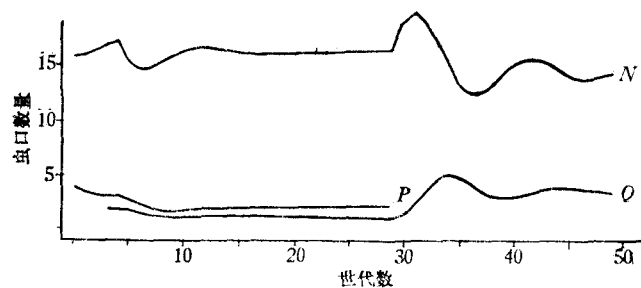


图 6 a 不同  $\alpha$ 、 $\beta$  值对  $P$ 、 $Q$  与  $N$  种群动态的作用模拟  
 $\alpha = 0.02$ ,  $\beta = 0.08$  其余参数值同上。

关于  $a$ 、 $b$  参数对  $P$ 、 $Q$  与  $N$  的作用关系, 从图 6 d、e、f、g 中可以看出没有  $\alpha$ 、 $\beta$  那样显著, 不论  $a$  与  $b$  值如何变动, 均表现为  $P$  在系统中不同程度的下降。

这里需指出, 在前面述及的 Hassell (1979), May 和 Hassell (1981) 的模型中, 他们是把模型 (2) 和模型 (3) 合并为一个模型, 而且在模型 (2) 中, 所用的作用概率是  $p_2(Q_t)$ , 并不是如我们所用的  $p_2'(Q_t)$ 。我们认为用  $p_2'(Q_t)$  比用  $p_2(Q_t)$  好, 因为  $Q$  对  $N$  的幸存者  $N - Np_1(P_t)$  作用时, 不仅被寄生对象的数量显然减少了, 而且它们的空间分布格局一般说来亦有改变。所以作用概率不能是原来对  $N$  的作用概率  $p_2(Q_t)$ , 除非  $N$  是无限大, 并且其空间格局在任何情况下都是不变的。但这种情况也是很例外的, 过于理想化的。对于模型 (3) 中

多寄生的情况，他们的模型中亦没有考虑到在寄生中由于竞争营养物导致的存活比。

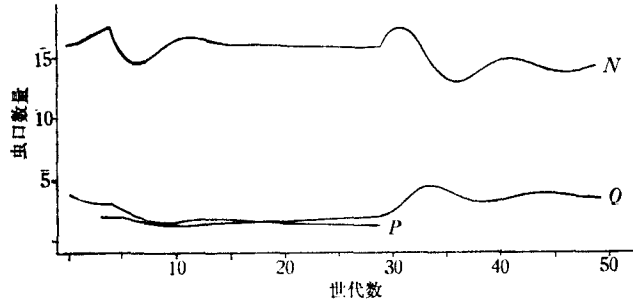


图 6 b 不同 $\alpha$ 、 $\beta$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态的作用模拟  $\alpha=0.04$ ,  $\beta=0.08$

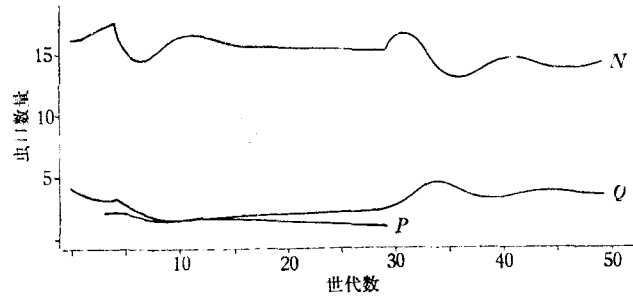


图 6 c 不同 $\alpha$ 、 $\beta$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态的作用模拟  $\alpha=0.02$ ,  $\beta=0.06$

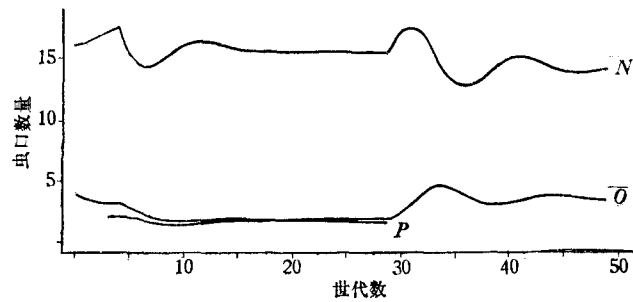


图 6 d 不同 $a$ 、 $b$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态的作用模拟  
 $a=0.2$ ,  $b=0.8$ ,  $\alpha=0.02$ ,  $\beta=0.08$

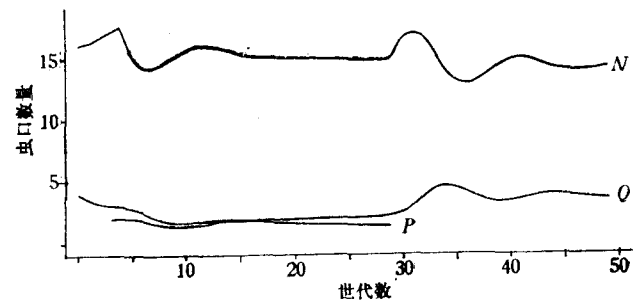


图 6 e 不同 $a$ 、 $b$ 值对 $P$ 、 $Q$ 与 $N$ 种群动态的作用模拟  
 $a=0.4$ ,  $b=0.6$ ,  $\alpha=0.02$ ,  $\beta=0.08$



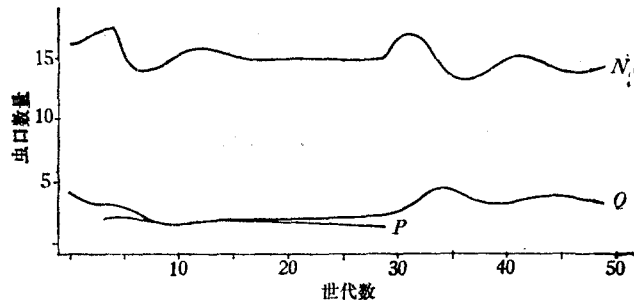


图 6f 不同  $a, b$  值对  $P, Q$  与  $N$  种群动态的作用模拟  
 $a=0.5, b=0.5, \alpha=0.02, \beta=0.08$

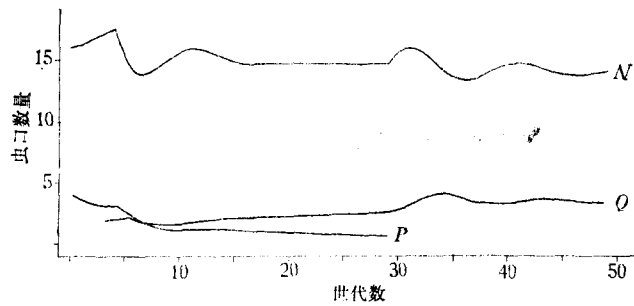


图 6g 不同  $a, b$  值对  $P, Q$  与  $N$  种群动态的作用模拟  
 $a=0.8, b=0.2, \alpha=0.02, \beta=0.08$

4) 如果  $P$  作用于  $N$ ,  $Q$  紧随着作用于  $P$  (见图 7), 则数学模型为

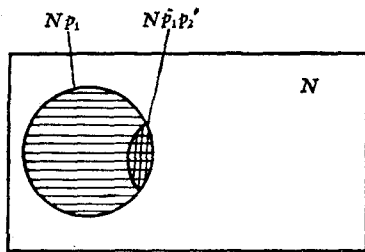


图 7  $P$  作用于  $N$ ,  $Q$  随后作用于  $P$

$$\text{模型(4)} \begin{cases} N_{t+1} = N_t f_o(N_t) [1 - p_1(P_t)] \\ P_{t+1} = c_1 N_t p_1(P_t) [1 - p_2'(Q_t)] \\ Q_{t+1} = c_2 N_t p_1(P_t) p_2'(Q_t) \end{cases}$$

式中  $p_2'(Q_t)$  是  $Q$  作用于对  $N$  起过作用的那些  $P$  中成员的概率。

若是重寄生情形, 这模型 (4) 就是前面述及的 Beddington 和 Hammond (1977) 的模型。这时  $p_2'(Q_t)$  就是  $Q$  寄生于  $N$  中  $P$  的未成熟卵的概率。

5) 如果  $P$  寄生于  $N$ , 同时  $Q$  捕食  $N$ , 但它们的作用是相互独立的, 而  $Q$  也捕食  $P$  (图 8), 则其数学模型为

$$\text{模型(5)} \begin{cases} N_{t+1} = N_t f_o(N_t) [1 - p_1(P_t)] [1 - p_2(Q_t)] \\ P_{t+1} = c_1 N_t p_1(P_t) [1 - p_2(Q_t)] \\ Q_{t+1} = c_2 N_t [p_2(Q_t) + P_t p_{21}(Q_t)] \end{cases}$$

式中  $p_{21}(Q_t)$  是  $Q$  对  $P$  的捕食概率。

当然模型 (1)、(2)、(4)、(5) 都可以像在模型 (3) 中所讨论的那样, 既考虑了种间寻找竞争又考虑到种内干扰使得模型更接近于实际, 但这样模型的形状变得更为复杂, 这里不多赘了。

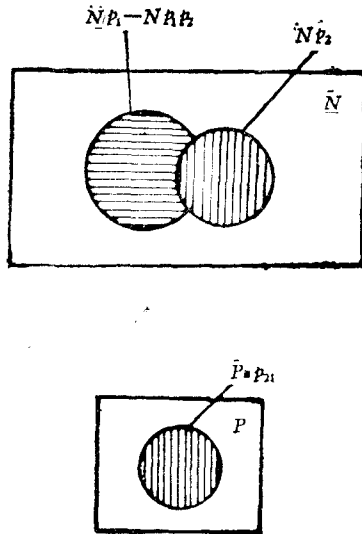


图8  $P$ 寄生于 $N$ ,  $Q$ 捕食 $N$ , 它们的作用是相互独立的。又 $Q$ 亦捕食 $P$

的贡献大小。当然, 天敌-害虫作用系统在自然界本是很复杂的, 要使这些模型完全适用于实践尚需作进一步的研究。

## 二、小 结

本文根据两种天敌与一种害虫相互作用形式关系提出了5个数学模型, 并在该数学模型中增加了两种天敌间竞争效应的参数。这样, 与天敌种内的干扰参数, 天敌寻找效应的参数(包括温度的影响, 非随机及随机寻找等), 以及害虫密度制约参数等结合起来, 就使这些数学模型更趋于完善地反映实际。因此, 这些模型对生物防治的理论研究中无疑亦是很重要的。若应用参数估计方法和计算机模拟技术, 这些模型即可用来推测出何时释放天敌或释放多少天敌以收到一定程度上生物防治的预期效果, 亦可用于检验各参数在天敌-害虫系统中的

## 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-多种猎物系统的研究. 生态学报 2(4): 363-373.
- 丁岩钦、兰仲雄、陈玉平 1983 天敌-害虫系统中寻找效应数学模型的研究. 生态学报 3(4): 141-147.
- Beddington J. R. and P.S. Hammond 1977 On the dynamics of host-parasite-hyperparasite interactions. *J. Anim. Ecol.* 46: 811-821.
- Hassell M. P. 1978 *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press.
- Hassell M.P. and H.N. Comins 1978 Sigmoid functional responses and population stability. *Theoretical Population Biology*. 14: 62-67.
- Hassell M.P. 1979 The dynamics of predator-prey interactions: polyphagous predators, competing predators and hyperparasitoids. pp 283-306. In R.M. Anderson et al. (-eds.) "Population Dynamics." The 20th Symposium of the British Ecological Society, London.
- May R.M. ed 1976 *Theoretical Ecology: Principles and Applications* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May R.M. 1978 Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47: 833-843.
- May R.M. and M. P. Hassell 1981 The Dynamics of Multiparasitoid-Host Interactions. *Amer. Nat.* 117: 234-261.
- Rabbage R. 1979 Biological control of fruit-tree red spider mite Centre for Agricultural publishing and Documentation.
- Varley G. C. et al 1976 *Insect Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

## MATHEMATICAL MODELS OF SEVERAL TYPES OF INTERACTIONS IN NATURAL ENEMY-PEST SYSTEMS

Lan Zhongxiong    Ding Yanqin    Chen Yuping

(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

In the present paper, by simple probability consideration, the incompatible, compatible, and independent features of predation or parasitoid behaviours between two natural enemy populations are distinctly considered. The precise probability implications are given for the predation or parasitoid rate in several mathematical models recently developed by Hassell, May and Beddington. And, mathematical models of nearly realistic interactions between two natural enemies ( $P, Q$ ) and one pest ( $N$ ) are presented as in the following five cases: (1) both  $P$  and  $Q$  act on  $N$  incompatibly; (2)  $P$  acts on  $N$  first, to be followed by  $Q$  acting on the survivors of  $N$ ; (3) for the case of independent multiparasitoid by  $P$  and  $Q$  on  $N$ ; (4)  $P$  acts on  $N$ , and  $Q$  acts sequentially on  $P$ ; and (5)  $P$  parasitizes  $N$ ,  $Q$  eats  $N$  and their actions are independent, further  $Q$  also eats  $P$ . Those models may be of vital significance in the theoretical basis of biological control. In formulating their concrete structures, both interspecific competition and intraspecific interference effects have been taken into account.