

捕食者—猎物功能响应模型研究*

夏楚贵

(湖北农学院, 荆州)

摘 要

本文通过分析在捕食的情况下猎物种群的平均绝对增长速率与捕食效应的关系以及捕食者的捕食平均绝对速率与猎物密度的关系, 建立了捕食者—猎物功能响应的一般模型:

$$-\frac{dH_p}{dH_t} = A \frac{H_p}{H_t} f(H_t)$$

其中, A 为捕食者与猎物行为常数, $f(H_t)$ 为待定函数。

在上述模型的基础上讨论了在捕食速率与猎物密度无关和有关时的功能响应行为。

通过对上面模型的分析, 笔者认为功能响应模型按Holling的I、II、III型响应曲线相应划分很不方便。建议按“捕食速率与猎物密度无关或有关”两个类型划分。并认为III型模型在昆虫中也能得到较广泛的应用。

关键词: 功能响应, 模型, 捕食者—猎物, 捕食平均绝对速率。

Holling于1959年提出了三种基本曲线类型来描述功能响应。即: 捕食者对猎物的攻击率为常数的I型; 呈凸形响应的II型, 经典模式有Holling圆盘方程; 呈S型曲线的III型响应, 该类型多用于描述脊椎动物的功能响应, 模型有Hassell模型^[1]。近年来国内外对许多动物, 特别是昆虫中的捕食者—猎物功能响应研究颇多。但这些研究结果均是应用经典模型(一般为圆盘方程)进行拟合^[2]。目前, 对功能响应数学模型的研究国内外多数仅只限于实验描述和对经典模型的改进^[3-8]。

现有越来越多的研究材料表明, Holling的“处理时间”(handling time)不足以说明其对捕食者的最大攻击率的限制作用^[7-9]。本文在分析前人研究的一些对“处理时间”及捕食率起影响作用的主要因素的前提下, 提出了描述功能响应的一个基本参数方程, 并根据不同的捕食行为建立了描述Holling I、II、III型响应的数学模型。

一、模型的研究

设 H_p 为捕食量, H_t 为猎物密度。Holling(1959)等人的研究结果表明, 捕食者的捕食平均绝对速率 $\left(-\frac{dH_p}{dt}\right)$ 受捕食者的行为特征影响外, 主要与猎物密度有关。关系式如下:

$$\frac{dH_p}{dt} \propto f(H_t) \quad (1)$$

通常情况下, 猎物种群平均绝对增长速率是随着死亡率(d)的增加而下降的。即

* 本文曾得到西北农业大学王世泽教授的热心指导。承蒙中国科学院动物研究所研究员丁岩钦先生审阅文稿并提出重要修改意见, 谨此致谢。

本文于1988年7月13日收到。

$$\frac{dH_t}{dt} \propto \frac{1}{d} \quad (2)$$

在被捕食的情况下, 猎物的死亡率即为捕食效应 $\left(\frac{H_s}{H_t}\right)$ 。这样(2)式变为:

$$\frac{dH_t}{dt} \propto \frac{H_t}{H_s} \quad (3)$$

(1)、(3)式可作为表示 H_t-H_s 关系的参数方程。消除 dt 后得到:

$$\frac{dH_s}{dH_t} \propto \frac{H_s}{H_t} f(H_t) \quad \text{或} \quad \frac{dH_s}{dH_t} = A \frac{H_s}{H_t} \cdot f(H_t) \quad (4)$$

其中, A 为捕食者与猎物行为常数。(4)式即为笔者提出的描述功能响应的一般方程。我们可以根据捕食者的不同捕食行为习性讨论 $f(H_t)$ 的函数表达式。

1. 捕食者捕食速率与猎物密度无关时的功能响应模型

这一类型的捕食者没有最大捕食率的限制因素, 其捕食平均绝对速率为一常数 C , 即

$$\frac{dH_s}{dH_t} = A \cdot C \frac{H_s}{H_t} \quad (5)$$

令 $A \cdot C = d$, a' 为积分常数。得上式的一般解为:

$$H_s = a' H_t^d \quad (6)$$

由于捕食者对猎物的捕食存在一密度阈值 H_k , 当猎物密度超过该阈值时捕食者不再进一步取食, 即呈一常数。又由于 $H_s \leq H_t$, 故(6)式中 d 的取值范围定为 $[0, 1]$ 。这样本类型的功能响应模型为:

$$H_s = \begin{cases} a' H_t^d & (H_t < H_k) \\ a' H_t^d & (H_t \geq H_k) \end{cases} \quad (0 \leq d \leq 1) \quad (7)$$

其中, a' 为捕食者的攻击速率, d^{-1} 为猎物群体防御系数。 d^{-1} 越大, 即表示当猎物群体越大, 其抗拒捕食的能力越强。当 $0 < d < 1$ 时, (7)式为 Holling II 型响应模型; 当 $d = 1$ 时, 即表示猎物群体无防御捕食效应, 这时(7)式成为 Holling I 型响应模型。(7)式所描述的功能响应曲线见图 1。

2. 捕食者捕食速率与猎物密度有关时的功能响应模型

这种类型的捕食者具有最大捕食率的限制因素。为了考察捕食平均绝对速率 (dH_s/dt) 与猎物密度 (H_t) 的关系, 我们综合分析如下限制因素:

(1) 在低猎物密度情况下 ($0 < H_t \leq H_k$, H_k 为猎物密度高低的相对临界密度)。其主要捕食情形如下: 捕食者每取食一头猎物, 使其与剩余猎物的相遇机率变小, 搜寻的难度增加了一份; 并且捕食者存在区域限制和

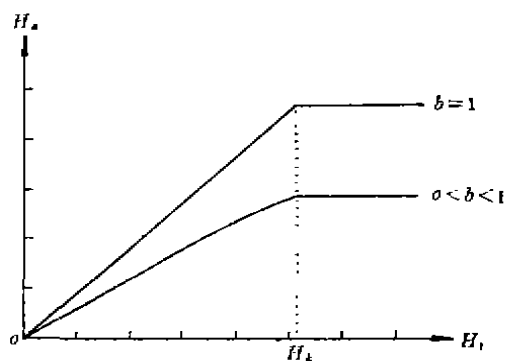


图 1 捕食速率与猎物密度无关时的功能响应曲线
Fig. 1 Functional response curve when attack rate is irrelevant to prey density.

报酬率习性^[8],使其花在局部的无效搜捕时间加长。这样开始捕食 ΔH_s 头猎物时,所花的时间 Δt 较短。随着取食的增加,搜寻的难度相应增加,以及无效搜寻时间也加长,捕食 ΔH_s 头猎物所花的时间 Δt 也增长。因而捕食 ΔH_s 头猎物所需的平均时间 $\bar{\Delta t}$ 必然随着猎物密度的增加而增长,当 $\bar{\Delta t}$ 很小时,有

$$\frac{dH_s}{dt} \propto \frac{1}{H_i} (0 < H_i \leq H_L) \quad (8)$$

(2)在高猎物密度情况下($H_L < H_i < \infty$),Holling的处理时间占去总的寻找时间是其限制因素之一。而捕食者产生厌食现象也是其限制因素^[9]。Caswell₂认为猎物被捕食的速率与捕食者饥饿程度有关^[11]。捕食者饥饿时,其搜寻积极性很高,捕食行动迅速,这时花在吃掉 ΔH_s 个猎物的时间 Δt 很短。当捕食到某种程度以后,由于消除了饥饿的刺激,其捕食行动逐渐缓慢,这时花在捕食 ΔH_s 个猎物的时间 Δt 增长,这样,随着猎物密度增加,捕食 ΔH_s 个猎物所花的平均时间 $\bar{\Delta t}$ 逐渐增加。因而,当 $\bar{\Delta t}$ 很小时,有

$$\frac{dH_s}{dt} \propto \frac{1}{H_i} (H_L < H_i < \infty) \quad (9)$$

对寄生物来说,笔者认为当产卵开始时,由于体内成熟卵量多,其行动与捕食者饥饿时同样积极。但产完一定量卵后,其积极性逐渐下降,也就是说卵量限制程度是个连续增加的过程。再者,当卵的成熟速率比攻击速率慢时,则成为最大攻击率的限制因素之一。由此同样可以分析出寄生物的攻击平均绝对速率是随着寄主密度增加而下降的。

猎物密度的高低是相对的,各限制因素在各种猎物密度下均产生作用,只是有其主次之分。上面的分析为下式的成立提供了依据:

$$\frac{dH_s}{dt} \propto \frac{1}{H_i} \quad (10)$$

根据(10)式可以得到一系列描述第二类型的功能响应模型。

①根据(10)式,设 $f(H_i) = \frac{C}{H_i}$,代入(4)式得:

$$\frac{dH_s}{dH_i} = A \cdot C \frac{H_s}{H_i^2} \quad (11)$$

令 $b = A \cdot C$ 代入上式,对上式分离变量求积分得一般解为:

$$H_s = a \cdot \exp\left(-\frac{b}{H_i}\right) \quad (12)$$

a 为积分常数。方程(12)为倒数指数方程,各参数均有明确的生物学含义,并对昆虫中的捕食者-猎物功能响应描述结果优于Holling圆盘方程及其改进型^[14]。

由(11)、(12)式可知, $b = AC > 0$, $a > 0$,因此有 $\lim_{H_i \rightarrow \infty} H_s = a$ 即 a 为捕食者最大捕食量。

把 $E = H_s/H_i$ 对 H_i 求导,并令 $E' = 0$,解得 $H_i = b$ 。这表明猎物密度等于 b 时,捕食者寻找效应最高,故 b 的生物学含义为“最佳寻找效应猎物密度”。当 $b = 1$ 时,(12)式描述Holling II型曲线;当 $b \neq 1$ 时,模型描述III型曲线。

②设 $f(H_1) = \frac{C}{1+eH_1}$, 代入(4)式得,

$$\frac{dH_2}{dH_1} = \frac{ACH_2}{H_1(1+eH_1)} \quad (13)$$

令 $r = A \cdot C$, 代入上式, 并分离变量后求积分得一般解为,

$$H_2 = a \left(\frac{eH_1}{1+eH_1} \right)^r \quad (r \geq 1) \quad (14)$$

其中 a 为积分常数。因 $\lim_{H_1 \rightarrow \infty} H_2 = a$, 故 a 为最大捕食量。把 $E = H_2/H_1$ 对 H_1 求导, 并令

$E' = 0$, 解得 $H_1 = \frac{r-1}{e}$ 。故 $\frac{r-1}{e}$ 为最佳寻找效应猎物密度。其中 $r \geq 1$ 。当 $r > 1$ 时, 捕食者存

在最佳寻找猎物密度 $\left(\frac{r-1}{e}\right)$, 这时(14)式描述的是Holling III型曲线; 当 $r = 1$ 时, 捕食者最佳寻找猎物密度为 0, 这时(14)式即为Holling圆盘方程。

引用七星瓢虫成虫捕食棉蚜的功能响应资料^[2], 对(12)、(14)式及圆盘方程原型和改进型^[3], 进行拟合比较(见表1)。拟合结果表明, (12)式和(14)式的最佳寻找猎物密度参数及最大捕食量参数均比较接近。二者拟合优于圆盘方程及其改进型。

表 1 四种功能响应模型比较

Table 1 Fitting comparison of four functional response models

参数及卡方值	圆盘方程	圆盘方程改进型	(12)式	(14)式
a'	0.732	0.6575		
A (或 $1/Th$)	417		234	271
Th'		4.7893×10^{-4}		
b		3.5524×10^{-6}		
B 或 $(r-1)/e$			130	113.5
r				2.1576
e				0.0102
Σx^2	53.30	45.87	37.59	38.96

如根据(10)式进一步对 $f(H_1)$ 函数给以设定, 则可以得到一系列的功能响应模型。

二、结论与讨论

本文通过分析存在捕食者捕食的条件下, 猎物种群的平均绝对增长速率与捕食效应的关系, 以及捕食者的捕食平均绝对速率与猎物密度的关系, 建立了捕食者-猎物功能响应的一般模型。通过对捕食者捕食习性的分析, 在一般模型中设定了相应的 $f(H_1)$ 函数, 从而得出了描述不同响应类型的模型。从各个模型分析结果看, Holling I 型、II 型反应模型在新模型中均为特例。因每种新模型可以描述两种响应类型, 如按Holling 3 种响应类型相应进行模型划分就不方便。故此, 笔者建议将功能响应模型划分为“捕食速率与猎物密度无关或有关”两种类型, 在此基础上再作进一步划分。

以前普遍认为Ⅲ型响应在昆虫中不能普遍适用,就新模型的功能看,这一观点有待变更。笔者认为模型中存在捕食最佳寻找效应密度参数比较符合捕食的实际情况,同时用这一参数可以对天敌作用进行客观评价。

本文所考虑的限制因素还不够全面,诸如捕食者捕食前的营养状况,猎物的逃避能力等均未考虑。再者,由于数学设定的原因而使模型在生物学意义方面比较简化。有关这些方面的缺陷需在进一步的研究中弥补。还有待于探索由本模型建立的捕食者-猎物系统的种群动态模型的稳定性,并由此得到反馈信息以便进一步对新的功能响应模型进行研究。

参 考 文 献

- [1] 丁岩钦, 1983, 天敌害虫作用系统中的数学模型及其主要参数的估计(Ⅰ、Ⅱ), 昆虫知识, 4: 187.
- [2] 汪世泽、李平, 1986, 七星瓢虫捕食棉蚜的功能反应, 西北农业大学学报, 14(4): 13—17.
- [3] 汪世泽、夏楚贵, 1987, Holling圆盘方程的改进, 生态学杂志, 6(8): 17—18.
- [4] 汪世泽、夏楚贵, 1988, HollingⅢ型功能反应新模型, 生态学杂志, 7(1): 1—3.
- [5] Hassell M. P. & Rogers, 1972, Insect parasite responses in the development of population models, *J. Anim. Ecol.* 41: 661—676.
- [6] Varley, G. C. et al, 1974, Insect population ecology—an analytical approach, U. of California Press.
- [7] Banks, C. J., 1967, The behaviour of individual coccinellid larvae on plants, *Animal Behaviour*, 5: 12—24.
- [8] Croze, H., 1970, Searching image in carrion crows, Parey Berlin(Press), p. 86.
- [9] Smith J. N. M., 1974, The food searching behaviour of two European thrushes Ⅱ: The adaptiveness of the search patterns, *Behaviour*, 49: 161.

STUDY ON MODELS FUNCTIONAL RESPONSE OF PREDATOR TO PREY

Xia Chugui

(Hubei Agricultural College, Jingzhou)

Through analysis of the relationships between the mean absolute rate of pre population increase and the predator efficiency and between the mean absolute attack rate (dH_p/dt) and the pre population density (H_t), a common model has been constituted for the functional response of predator to prey:

$$\frac{dH_p}{dH_t} = A \frac{H_p}{H_t} f(H_t)$$

wherein A is the behavioural constant of predator and prey, $f(H_t)$ is the function to be defined.

(1) If the attack rate is independent of the prey density, then $f(H_t) = \text{constant}$, and thus the functional response model is

$$H_s = \begin{cases} a' H_i^d & (H_i < H_K) \\ a' H_K^d & (H_i \geq H_K) \end{cases} \quad (0 < d \leq 1)$$

where, a' is the attack rate; d is the coefficient of prey defence in society, and H_K is the threshold of prey density.

When $d=1$, that is, the prey has no defence in society, thus this model will become the "type 1" response equation; When $0 < d < 1$, this model will describe a "type 2" response.

(2) If the attack rate is relevant to the prey population density, through analyzing the limitation factors of the maximum attack rate, it is concluded that the mean absolute attack rate decreases with the prey population density increase. Thus the function $f(H_i)$ can be defined as the following form:

(a) defining that $f(H_i) = \frac{C}{H_i}$ and substituting it into common model to give

$$H_s = a \exp(-b/H_i)$$

where a is the maximum eating number, and b is the optimum prey density for searching by predator. This equation will describe a "type 3" response. But when $b=1$, it really will depict the "type 2" response.

(b) defining that $f(H_i) = \frac{C}{1+eH_i}$, as a result the response equation will be

$$H_s = a \left(\frac{eH_i}{1+eH_i} \right)^r \quad (r \geq 1)$$

where a is the maximum eating number, and $(r-1)/e$ is the optimum prey density for searching by predator. When $r > 1$, this model will describe a "type 3" response, and when $r=1$, it will become Hollings disc equation.

More new response models can be produced if further defining the form of the function $f(H_i)$.

Through analyzing the response models above, it has been considered that the classification of the response models according to Hollings "type 1, 2 or 3" response is not so definite, and it is suggested that the functional response models could be divided into two types based on the attack rate irrelevant or relevant to the prey population density.

Key words: functional response, model, predator prey, mean attack absolute rate,