

关于天敌-害虫系统中天敌之间“误杀作用”
的一种数学模型*A MATHEMATICAL MODEL OF “THE ACCIDENTAL SLAUGHTER” BETWEEN NATURAL ENEMIES IN NATURAL
ENEMY-PEST SYSTEMS

自然界中,天敌之间、天敌与害虫之间的关系是错综复杂的,往往有多种天敌攻击一种猎物(或寄主)的现象。蓝仲雄等(1985)在5个假设条件下,提出了天敌-害虫系统中两种天敌与一种害虫相互作用形式的5个数学模型^[1]。此外,作者发现对一种以上天敌模型不能解释的现象,即一种寄生性天敌寄生于一种害虫,而另一种捕食性天敌也捕食这种害虫,但在捕食过程中由于对已被寄生过的害虫具有某种程度的“偏嗜性或厌弃性”而将部分寄生于害虫体内的寄生性天敌连同害虫一起误食掉,或只要捕食性天敌使害虫致死,害虫体内的寄生性天敌有时就因完不成发育而死亡,这种作用称为天敌之间的“误杀作用”。从数学上讲,这两种天敌的作用不是相互独立的。作者对天敌-害虫系统中的这种作用形式提出一种数学模型。

一、一种捕食性天敌、一种寄生性天敌和一种害虫的“误杀作用”

一种害虫种群 N 可能同时受到一种捕食性天敌种群 Q 和一种寄生性天敌种群 P 的共同攻击,且 P 先对 N 作用, Q 紧随 P 也对 N 作用。 Q 在作用过程中,由于已被寄生的害虫 N 具有“偏嗜性或厌弃性”而把部分寄生于 N 中的 P 连同 N 一起消灭,所以 Q 在这部分作用中,既消灭了 N ,也消灭了 P 。其Venn点集图如图1所示。

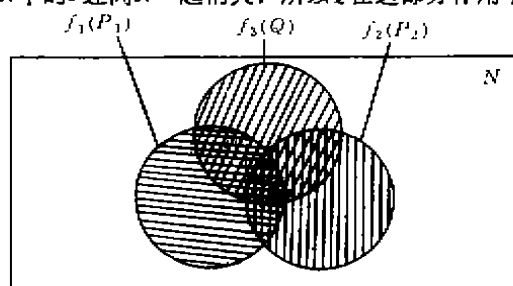


图1 P 寄生于 N , Q 捕食 N , Q 对 P 有“误杀作用”的Venn点集图

Fig.1 The Venn's event graph of “the accidental slaughter” between a predator and a parasitoid

设 $f_0(N_t)$ 为害虫个体的增长率(在种群生命表中即为 $\lambda = e^r$), $f_1(P_t)$ 为害虫 N 被寄生性天敌 P 寄生的概率, $f_2(Q_t)$ 为害虫 N 被捕食性天敌 Q 捕食的概率, $f_1'(Q_t)$ 为寄主 N 已被寄生性天敌 P 寄生后又被捕食性天敌 Q 捕食的概率, N_t 、 N_{t+1} 、 P_t 、 P_{t+1} 和 Q_t 、 Q_{t+1} 分别是害虫、寄生性天敌和捕食性天敌和捕食性天敌相继世代的数量。可得其数学模型如下:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f_0(N_t)N_t[1 - f_1(P_t) - f_2(Q_t) + f_1'(Q_t)] \\ P_{t+1} &= C_1N_t[f_1(P_t) - f_1'(Q_t)] \\ Q_{t+1} &= C_2N_t f_2(Q_t) \end{aligned} \quad (1)$$

式中, C_1 和 C_2 是两个小于1的常数, 即分别是寄生性天敌 P 和捕食性天敌 Q 在其他因子作用下的存活率。

(1)式中, 害虫 N 的方程右侧 $[1 - f_1(P_t) - f_2(Q_t) + f_1'(Q_t)]$ 项中, $1 - f_1(P_t)$ 表示在不考虑 Q 作用下害虫 N 避过寄生性天敌 P 而存活概率, $1 - f_2(Q_t)$ 表示在不考虑 P 作用下害虫 N 避过捕食性天敌 Q

* 本文承蒙中国科学院动物研究所蓝仲雄、丁岩钦先生审阅并提出修改意见, 杭州大学陆传荣教授予以指导, 在此一并致谢。

本文于1989年3月30日收到。

而存活概率, $f_1'(Q_t)$ 是 Q 和 P 共同对 N 作用的概率, 即是 Q 捕食已被 P 寄生过的 N 的概率。总之, 在此把对 N 作用的概率事件分为三个部分: 1) $f_1(P_t) - f_1'(Q_t)$, 即 P 寄生于 N 并能成活的概率; 2) $f_2(Q_t) - f_1'(Q_t)$, 即 Q 捕食未曾被 P 寄生过 N 的概率; 3) $f_1'(Q_t)$, 即 P 和 Q 共同作用于 N 的概率, 或者说是 Q 捕食寄生于 N 中的那些 P 成员的概率。这三种作用是互不相容的。由此 N 避过天敌而存活概率 S_t 是:

$$\begin{aligned} S_t &= 1 - [f_1(P_t) - f_1'(Q_t)] - [f_2(Q_t) - f_1'(Q_t)] - f_1'(Q_t) \\ &= 1 - f_1(P_t) - f_2(Q_t) + f_1'(Q_t) \end{aligned} \quad (2)$$

如此得出 (1) 式中的害虫种群增长模型。

假设 P 和 Q 对 N 的作用是相互独立的, 则 P 和 Q 共同作用于 N 的概率 $f_1'(Q_t)$ 是两概率事件积的概率, 即:

$$f_1'(Q_t) = f_1(P_t) f_2(Q_t) \quad (3)$$

由 (3) 式得:

$$\begin{aligned} S_t &= 1 - f_1(P_t) - f_2(Q_t) + f_1'(Q_t) = 1 - f_1(P_t) - f_2(Q_t) + f_1(P_t) f_2(Q_t) \\ &= [1 - f_1(P_t)][1 - f_2(Q_t)] \end{aligned} \quad (4)$$

这就是蓝仲雄等 (1985) 的第 5 个模型中 N 避过天敌而有活的概率。

同理, 在寄生性天敌和捕食性天敌对害虫是随机或非随机寻找的假设下, 根据 (1) 式, 分别用 $f_1(P_t) = 1 - \exp(-E_1 P_t)$, $f_2(Q_t) = 1 - \exp(-E_2 Q_t)$ 和 $f_1'(Q_t) = 1 - \exp(-E_1' Q_t)$ 代入表示随机寻找效应;

用 $f_1(P_t) = 1 - (1 + \frac{E_1 P_t}{k_1})^{-k_1}$, $f_2(Q_t) = 1 - (1 + \frac{E_2 Q_t}{k_2})^{-k_2}$ 和 $f_1'(Q_t) = 1 - (1 + \frac{E_1' Q_t}{k_2})^{-k_2}$

代入表示非随机寻找效应。

二、一种捕食性天敌对两种寄生性天敌的“误杀作用”

再假设一种捕食性天敌和两种寄生性天敌同时攻击同一种害虫。两种寄生性天敌的作用是相互独立的, 且具有种间的竞争效应, 有时会对 N 造成多寄生现象。捕食性天敌也在捕食害虫作“误杀”两种寄生性天敌 (见图 2)。根据蓝仲雄等 (1985) 的模型 [1], 可同样建立起“误杀作用”下的新模型:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f_0(N) N_t [1 - f_1(P_{1,t}) - f_2(P_{2,t}) - f_3(Q_t) + f_1'(Q_t) + f_2'(Q_t) + f_1(P_{1,t}) f_2(P_{2,t})] \\ P_{1,t+1} &= C_1 N_t \{ [f_1(P_{1,t}) - \frac{b}{a+b} f_1(P_{1,t}) f_2(P_{2,t})] - f_1'(Q_t) \} \\ P_{2,t+1} &= C_2 N_t \{ [f_2(P_{2,t}) - \frac{a}{a+b} f_1(P_{1,t}) f_2(P_{2,t})] - f_2'(Q_t) \} \\ Q_{t+1} &= C_3 N_t f_3(Q_t) \end{aligned} \quad (5)$$

式中 $f_1(P_{1,t})$ 、 $f_2(P_{2,t})$ 和 $f_3(Q_t)$ 分别是两种寄生性天敌 P_1 、 P_2 和捕食天敌 Q 杀死害虫 N 的概率, $f_1'(Q_t)$ 和 $f_2'(Q_t)$ 分别是在害虫体内的寄生性天敌 P_1 和 P_2 被捕食性天敌 Q 杀死的概率, a 、 b 是 P_1 和 P_2 在多寄生中通过它们是寄主中的竞争, 决定出两者的成活比例。

考虑天敌和害虫的种内竞争 (干扰) 效应和两种寄生性天敌之间的种间竞争效应, 将 (5) 式转换如下:

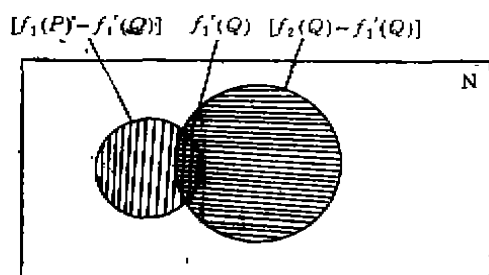


图 2 P_1 和 P_2 相互独立地寄生于 N , Q 对 P_1 和 P_2 都具有“误杀作用”的 Venn 集图

Fig. 2 The Venn's event graph of "the accidental slaughter" among a predator and two parasitoids

$$\begin{cases}
 N_{t+1} = f_0(N_t)N_t [1 - f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t}) - f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t}) - f_3(N_t, Q_t) + \\
 \quad f_1'(P_{1,t}, Q_t) + f_2'(P_{2,t}, Q_t) + f_3(N_t, P_{1,t}, P_{2,t})f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t})] \\
 P_{1,t+1} = C_1 N_t [f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t}) - \frac{b}{a+b} f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t})f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t}) - \\
 \quad f_1'(P_{1,t}, Q_t)] \\
 P_{2,t+1} = C_2 N_t [f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t}) - \frac{a}{a+b} f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t})f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t}) - \\
 \quad f_2'(P_{2,t}, Q_t)] \\
 Q_{t+1} = C_3 N_t f_3(N_t, Q_t)
 \end{cases} \quad (6)$$

式中, $f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t})$ 是害虫 N 被寄生性天敌 P_1 寄生的概率, 由 $P_{1,t}^{-m_1}$ 说明 P_1 的种内干扰, 由 $aP_{2,t}$ 说明 P_2 与 P_1 种间竞争; $f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t})$ 是害虫 N 被寄生性天敌 P_2 寄生的概率, 由 $P_{2,t}^{-m_2}$ 反映 P_2 的种内干扰, 由 $\beta P_{1,t}$ 反映 P_1 与 P_2 的种间竞争; $f_3(N_t, Q_t)$ 、 $f_1'(P_{1,t}, Q_t)$ 和 $f_2'(P_{2,t}, Q_t)$ 与 (5) 式中的 $f_3(Q_t)$ 、 $f_1'(Q_t)$ 和 $f_2'(Q_t)$ 意义相同, 但它们由 Q^{-m_3} 反映捕食性天敌 Q 的种内干扰。 Q 不存在种间竞争。

此外, 假定害虫的种内存在密度效应, 且 P_1 、 P_2 和 Q 都是非随机寻找害虫, 则有:

$$f_0(N_t) = \exp[r(1 - \frac{N_t}{K})] \quad (7)$$

$$f_1(N_t, P_{1,t}, P_{2,t}) = 1 - [1 + \frac{E_1(P_{1,t}^{1-m_1} - aP_{2,t})}{k_1}]^{-k_1} \quad (8)$$

$$f_2(N_t, P_{2,t}, P_{1,t}) = 1 - [1 + \frac{E_2(P_{2,t}^{1-m_2} - \beta P_{1,t})}{k_2}]^{-k_2} \quad (9)$$

$$f_3(N_t, Q_t) = 1 - [1 + \frac{E_3'Q_t^{1-m_3}}{k_3}]^{-k_3} \quad (10)$$

$$f_1'(P_{1,t}, Q_t) = 1 - [1 + \frac{E_1'Q_t^{1-m_3}}{k_3}]^{-k_3} \quad (11)$$

$$f_2'(P_{2,t}, Q_t) = 1 - [1 + \frac{E_2'Q_t^{1-m_3}}{k_3}]^{-k_3} \quad (12)$$

(7) — (12) 式中, K 是害虫生境的最大容纳量; E_1 、 E_2 和 E_3 分别是 P_1 、 P_2 和 Q 对 N 的攻击率; m_1 、 m_2 和 m_3 分别是 P_1 、 P_2 和 Q 的种内干扰系数; a 和 β 分别是 P_2 对 P_1 和 P_1 对 P_2 的种间竞争系数; E_1' 和 E_2' 分别是 Q 对已在 N 体内的 P_1 和 P_2 的攻击率。将 (7) — (12) 式代入 (6) 式, 就可得把害虫的密度效应、3 种天敌的种内干扰作用、两种寄生性天敌的种间寄生竞争关系, 以及捕食性天敌对寄生性天敌的“误杀作用”都考虑在内的一种较为接近实际的数学模型。

王金福*

Wang Jin-Fu

(浙江省农业科学研究院植物保护研究所, 杭州)

(Institute of Plant Protection, Zhejiang Agricultural Academy, Hangzhou)

* 现在浙江农业大学植保系学习。