

拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用 及其模拟模型的研究 I. 功能反应

周集中 陈常铭

(湖南农学院)

[摘要] 1981—1984年,在长沙地区研究了自然条件下拟环纹狼蛛对褐飞虱的控制作用,及两种群的消长动态。在不同的实验条件下测定了捕食者和猎物的年龄等级、捕食者个体间的相互干扰,以及温度对功能反应的影响,建立了参数方程和模拟模型。该参数方程能在一定程度上描述雌成蛛对褐飞虱4~5龄若虫、短翅成虫的捕食作用,并提出了用 a/Th 来衡量天敌对害虫的控制作用。

关键词: 拟环纹狼蛛 褐飞虱 功能反应

拟环纹狼蛛 *Lycosa pseudoannulata* (Boes et Str.) 是褐飞虱 (*Nilaparvata lugens* Stal) 的主要捕食性天敌之一。以前关于蜘蛛控制褐飞虱的研究大都是定性研究;作者于1981—1984年在长沙地区,从量的角度进一步研究了拟环纹狼蛛与褐飞虱之间的相互作用规律,建立了拟环纹狼蛛捕食褐飞虱的模拟模型,希望能为稻田害虫综合防治提供理论依据。

一、材料和方法

(一) 室内实验

从大田采回拟环纹狼蛛,用大试管单个饲养。试前饱食1天,然后禁食2天。实验所用狼蛛的体长为:幼蛛 6.64 ± 0.42 厘米,雄成蛛 8.55 ± 0.45 厘米,雌成蛛 10.51 ± 0.64 厘米。在玻璃缸和网室笼罩内饲养褐飞虱得到各龄若虫,实验所用短翅型成虫均从大田采集。

功能反应实验 分别在培养皿(9×2.2厘米)、小纱筒(15×55厘米)、大纱筒(25×55厘米)、玻璃筒(10.6×23.6厘米)内,以及大纱筒内不同的空间复杂度下测定拟环纹狼蛛对不同虫态的褐飞虱的功能反应;猎物密度设5、15、30、60、120头5个处理。纱筒均装在盛泥土的陶钵中,筒口罩以纱布。

干扰反应实验 分别在培养皿、小纱筒、大纱筒内,以及大纱筒内不同的空间复杂度下测定雌成蛛个体间的相互干扰效应。每容器内供5龄若虫150头,捕食者密度设1、2、4、6、8头5个处理。

温度实验 在不同恒温条件下测定培养皿内雌成蛛对5龄若虫的功能反应。

捕食量实验 每培养皿内供60头5龄若虫,测定雌、雄成蛛的日捕食量。

以上实验均为4个以上重复，并于24小时后记载所剩猎物数量及捕食者数量。除恒温实验外，其余均在24—32℃的室内条件下进行。室内验证实验：

(1) 在玻璃缸(21×5.5厘米)内交叉放入基本上去叶的10株禾苗，每株禾苗用湿棉球保湿，然后接入300头1龄若虫和1头雌成蛛，缸口用纱布罩住，共设3个重复。每天记载存活若虫数和自然死亡数，每两天换一次禾苗，直到飞虱羽化，最后基本上被捕食为止。

(2) 在塑料盆内(33.5×9厘米)竖放8丛用湿棉球保湿的禾苗，每丛10株左右，然后接入500头5龄若虫和5头雌成蛛。每天记载褐飞虱的存活数和自然死亡数，连续观察8天。

(二) 野外实验

1981年在长沙县路口乡花桥村综合防治区的几块晚稻田内，五点取样，调查褐飞虱、黑尾叶蝉、拟环纹狼蛛及其他蜘蛛的数量，每5天作系统调查一次。

在实验农场设一不施药晚稻田为实验田。去除组用100×100×80厘米的尼龙养虫笼罩住，底部四周用泥土封紧，人工清除笼罩内的拟环纹狼蛛；非去除组不笼罩，不除狼蛛。每组三个重复，每个重复取30丛禾。每3天调查一次褐飞虱、拟环纹狼蛛以及其他天敌的数量，调查时，若去除组内发现有拟环纹狼蛛立即去除。

(三) 参数估计 参数估计及绘图均在Sharp pc-1500计算机上进行。

二、结果与分析

(一) 拟环纹狼蛛与褐飞虱种群数量消长

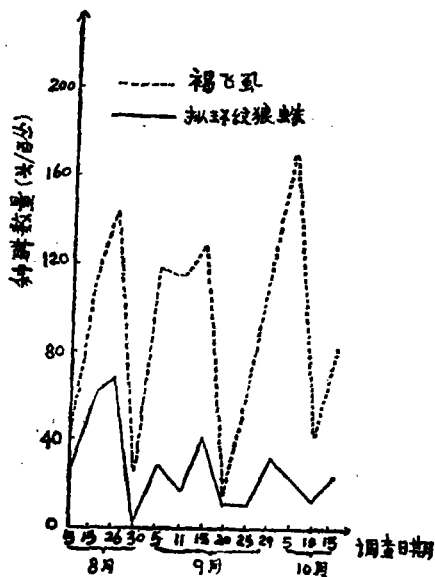


图1 晚稻田内褐飞虱与拟环纹狼蛛种群数量消长动态(1981, 南优六号)

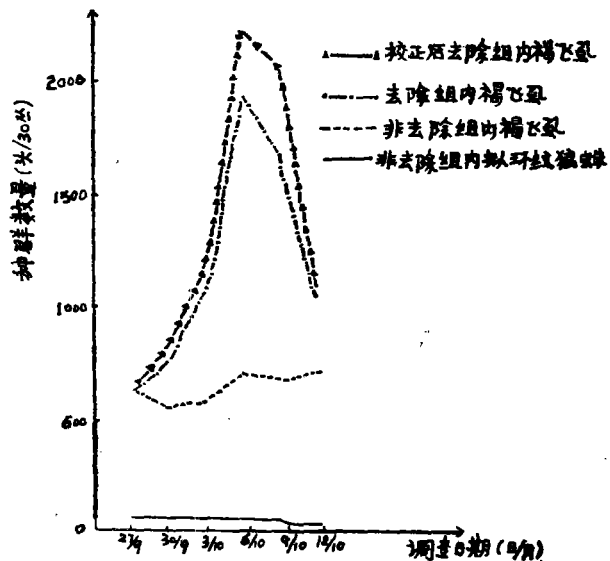


图2 拟环纹狼蛛对褐飞虱的自然控制作用

系统调查结果如图1。拟环纹狼蛛与褐飞虱种群数量消长的相关系数 $\gamma = 0.6333$, 在 $\alpha = 0.05$ 水平上显著, 回归系数 $b = 0.055034$ 。

拟环纹狼蛛虽然是一种多食性天敌, 但与褐飞虱的相关性较高。这主要是因为晚稻期间褐飞虱数量众多, 拟环纹狼蛛活动能力强, 运动速度快所致。回归系数小, 表明拟环纹狼蛛由褐飞虱种群数量变化引起的数量波动并不大。因为拟环纹狼蛛寿命长, 世代重叠严重, 繁殖能力比褐飞虱低得多, 对褐飞虱数量变化存在一个较长的时滞效应; 并且耐饥能力强, 稻田内其他猎物种类较多。

(二) 自然条件下拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用

由图2可知: 去除组内褐飞虱数量波动极大, 非去除组内褐飞虱数量波动很小, 而两组间的其他天敌(微小蛛、黑肩绿盲蝽等)数量没有显著差异。所以, 拟环纹狼蛛是褐飞虱种群数量消长的一个主要控制因子。但在去除组内也常常发现拟环纹狼蛛, 如果用公式 $C = N_1 + (N_1 - N_2) \cdot P_1 / P_2$ 进行校正 (C表示去除组内校正后褐飞虱数量, N_1 、 N_2 分别表示去除组和非去除组内调查的褐飞虱数量, P_1 、 P_2 分别表示去除组和非去除组内拟环纹狼蛛数量), 则可近似地得到拟环纹狼蛛对褐飞虱真正的控制能力曲线。

(三) 雌雄性别对捕食量的影响

雌雄成蛛对5龄若虫的日捕食量比较见表1。用Duckan新复级差法进行平均数多重比较得知: 无卵囊雌成蛛、雄成蛛与有卵囊雌成蛛的日捕食量差异极显著; 无卵囊雌成蛛与雄成蛛日捕食量没有显著差异。由于携带卵囊是拟环纹狼蛛生活史中的一个特定阶段, 因而我们重点研究无卵囊雌成蛛。

表1 雌雄成蛛日捕食量比较

狼蛛类型	观察数	日捕食量 ($\bar{X}_i \pm SD$)	$\bar{\lambda}_i - 14.3$	$\bar{\lambda}_i - 23.8$
无卵囊雌成蛛	20	25.7 ± 9.71	11.4**	1.9
雄成蛛	33	23.8 ± 8.97	9.5**	
有卵囊雌成蛛	19	14.3 ± 5.97		

(四) 年龄等级对功能反应的影响

随着捕食者、猎物年龄不同, 捕食者搜索、追捕、制服和消化猎物的能力, 猎物的逃跑防御能力等均有差异, 从而导致猎物捕获数量差异。

1. 培养皿内功能反应实验结果

在培养皿内, 拟环纹狼蛛幼蛛、雌成蛛对4、5龄若虫、短翅成虫的功能反应为II型*反应(图3); 对1—3龄若虫的功能反应为I型反应。

用Nicholson—Bailey (1935) 模型配合狼蛛对1—3龄若虫的功能反应。此模型为:

$$N_a = N(1 - e^{-a'}) \quad (1)$$

用Holling (1959) 模型配合狼蛛对4—5龄若虫、短翅型成虫的功能反应。此模型为:

$$N_a = aNT / (1 + aThN) \quad (2)$$

其结果见表2 (Na为猎物捕获数量, N为猎物数量, a' 为发现区 (area of discovery), a为寻找效率 (searching efficiency) 或攻击率 (attack rate), T为处置时间 (handling time), T为捕食者总可利用时间)。

* I型反应是指捕食者捕获的猎物数量与猎物密度成线性关系。

II型反应是指捕食者捕获的猎物数量与猎物密度成凸曲线关系。

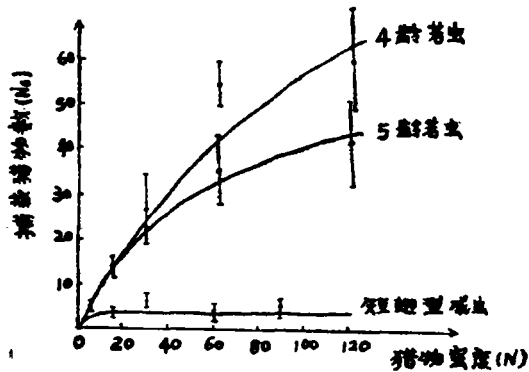


图3 培养皿内雌成蛛对褐飞虱的功能反应：曲线为方程(2)的计算结果，点为实验结果平均数，其范围为95%置信区间。

雌成蛛对褐飞虱4~5龄若虫的攻击率、处置时间随褐飞虱年龄增大而增加，但处置时间随年龄增加的速度，比攻击率随年龄增加的速度大(表2)。

设攻击率、处置时间为猎物年龄X(天)的函数，则雌成蛛对4—5龄若虫、短翅型成虫的功能反应参数与褐飞虱年龄的关系为：

$$a_x = 0.083668X^{1.098488} \quad (3)$$

$$T_{hx} = 2.287901 \times 10^{-6} X^{3.648966} \quad (4)$$

$$(8 < X \leq 24)$$

2. 空间异质性对功能反应的影响

在培养皿内所做的功能反应实验结果，只能说明捕食者在不同猎物密度下的一种捕

表2 培养皿内各年龄等级的功能反应参数估计

褐飞虱年龄	雌 成 蛛			幼 蛛		
	a'或a	T _h	决定系数(r ²)	a'或a	T _h	决定系数(r ²)
一 龄	1.729988	—	—	2.269899	—	—
二 龄	1.505525	—	—	2.438159	—	—
三 龄	2.012566	—	—	2.04924	—	—
四 龄	0.992273	0.00735	0.69	0.881161	0.00943	0.88
五 龄	1.126014	0.01575	0.94	1.163999	0.008498	0.91
短翅成虫	2.822502	0.256357	0.99	1.341617	0.131864	0.99

食行为反应。第一是实验所用容器太小，空间复杂性相当简单，捕食者几乎不需要搜索就可发现猎物；其次是捕食者和猎物被限制在一个极其简单的封闭系统里，限制了捕食者的处置行为和猎物的逃跑行为。故其实验结果不能用来描述自然条件下真正的捕食作用过程。我们试图通过空间大小和空间复杂度实验进行比较分析，以对小容器的实验结果进行校正。

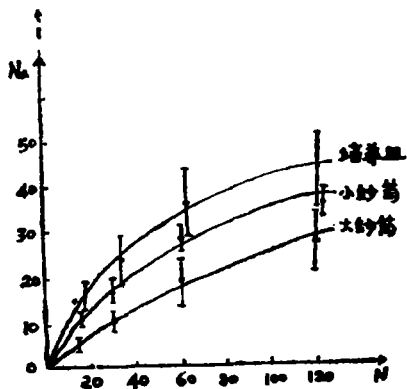


图4 空间大小对功能反应的影响，余同图3

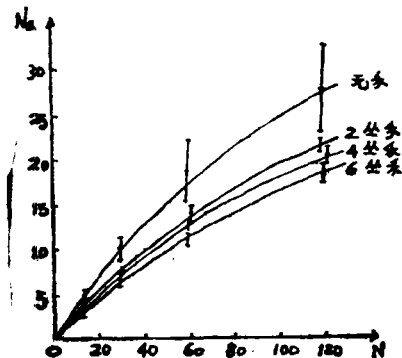


图5 空间复杂性对功能反应的影响，余同图3

随着空间容积加大和空间复杂度提高,雌成蛛对褐飞虱5龄若虫的功能反应仍为II型反应,但II型反应的典型性下降(图4、图5)。在玻璃筒内,雌成蛛对2龄若虫的功能反应仍为II型反应,这与培养皿内的实验结果(I型)不同。

用方程(2)配合实验资料,其结果见表3。

表3 不同实验条件下雌成蛛对5龄若虫的功能反应参数估计

参 数	培养皿 无 禾	小纱筒 无 禾	大 纱 筒			
			无 禾	2 丛禾	4 丛禾	6 丛禾
a	1.126014	0.751391	0.380932	0.294651	0.277652	0.244985
Th	0.015750	0.015739	0.015117	0.019199	0.020466	0.020451
决定系数(r ²)	0.94	0.87	0.79	0.82	0.59	0.70

玻璃筒内雌成蛛对褐飞虱的功能反应参数:2龄若虫: a=0.315184, Th=0.012303; 短翅成虫: a=0.921028, Th=0.068240。

由表3可知:随着空间容积增大,寻找效率下降,而处置时间变化极小;随着空间复杂度提高,寻找效率下降速度相对较小,处置时间上升速度较大。

根据实验结果,估计出空间异质性变化对功能反应参数变化的影响为:

$$CA_y = 1.04683Y^{-0.0530512} \quad (5) \quad CTh_y = 1.006626Y^{-0.02008} \quad (6)$$

$$CA_z = 0.855266Z^{-0.017400} \quad (7) \quad CTh_z = 1.139894Z^{-0.014376} \quad (8)$$

(CA_y, CA_z分别表示空间大小和空间复杂度变化所引起的寻找效率变化; CTh_y, CTh_z分别表示空间大小和空间复杂度变化所引起的处置时间变化。Y为培养皿底面积的倍数, Z为无禾空间中复杂度的倍数。为方便计,令无禾空间的复杂度Z=0.0001丛禾)。

假设空间大小和空间复杂度变化对功能反应参数变化的影响是独立的,由表2和(5)、(6)、(7)、(8)式可得到雌成蛛对5龄若虫功能反应参数的校正公式:

$$a = a_0 \cdot CA_y \cdot CA_z = 1.008141Y^{-0.0530512} \cdot Z^{-0.017400} \quad (9)$$

$$Th = Th_0 \cdot CTh_y \cdot CTh_z = 0.018072Y^{-0.02008} \cdot Z^{-0.014376} \quad (10)$$

假设褐飞虱4~5龄若虫、短翅型成虫的活动能力、逃跑能力、防御敌害能力基本上一致,就可以用空间异质性对雌成蛛捕食5龄若虫的影响,来近似地描述空间异质性对雌成蛛捕食4龄若虫、短翅型成虫的影响。由(3)式至(8)式可得到雌成蛛对4—5龄若虫、短翅型成虫功能反应参数的校正公式:

$$a = a_0 \cdot CA_y \cdot CA_z = 0.07491X^{1.098400} \cdot Y^{-0.0530512} \cdot Z^{-0.017400} \quad (11)$$

$$Th = Th_0 \cdot CTh_y \cdot CTh_z = 2.6252 \times 10^{-6} X^{0.044000} \cdot Y^{-0.02008} \cdot Z^{-0.014376} \quad (12)$$

3. 模型验证

分别将参数方程(9)、(10)和(11)、(12)代入方程(2)计算得到理论捕食数。由图6可知:理论捕食数与实际捕食数基本吻合,略高于实际捕食数;特别是从褐飞虱5龄若虫起开始模拟,两者捕食数值更加接近。从4龄起开始模拟,两者捕食数值也相差不大。这说明可以用空间异质性变化对雌成蛛捕食5龄若虫的影响,来近似地描述空间异质性变化对雌成蛛捕食4龄若虫、短翅型成虫的影响。把参数方程(11)、(12)代入方程(2)可近似地描述实验条件下,雌成蛛对褐飞虱4—5龄若虫、短翅型成虫的捕食作用。

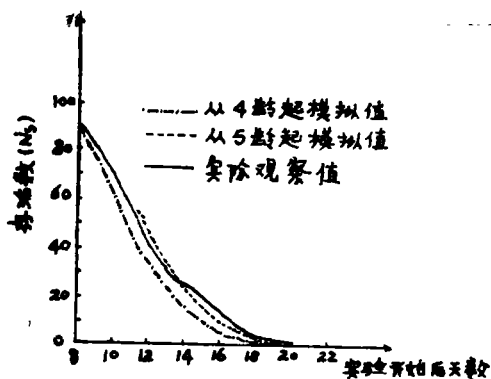


图6 玻璃缸内雌成蛛对褐飞虱的连续捕食作用

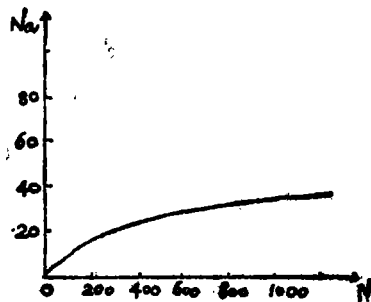


图7 校正后的雌成蛛对5龄若虫的功能反应曲线

$$(a = 0.113668, Th = 0.019784)$$

4. 校正后的功能反应曲线

若以10丛禾为模拟单位，面积为2666.7厘米²，则得到雌成蛛对5龄若虫的功能反应曲线（图7）。校正后的功能反应曲线仍为II型反应曲线，它比小容器内测定的结果更接近实际情形。

(五) 捕食者个体间的干扰反应

随着捕食者密度增加，捕食者之间相互遭遇，致使单个捕食者的寻找时间减少，捕食作用率（E）下降。捕食作用率与猎物密度、捕食者密度有密切关系。一般定义的捕食作用率为： $E = N_e / (N \cdot P)$ (13)

Hassell和Varley（1969）提出捕食作用率与捕食者密度之间的关系为：

$$E = QP^{-m} \quad (m \text{ 为干扰参数, } P \text{ 为捕食者密度, } Q \text{ 为搜索常数}) \quad (14)$$

1. 空间异质性对干扰反应的影响

通过用方程（13）计算干扰反应实验中每个处理的捕食作用率，然后配合方程（14），估计出参数m和Q，其结果见表4。

表4 不同实验条件下，雌成蛛间的相互干扰反应参数估计

参数	培养皿 无禾	小纱筒 无禾	大纱筒		
			无禾	3丛禾	6丛禾
m	0.796124	0.677833	0.659271	0.755815	0.649956
Q	0.121950	0.244964	0.181176	0.132017	0.176999
r ²	0.96	0.97	0.93	0.99	0.99
d̄	0.399531	0.908294	0.894355	0.855013	1.266262

根据方程（15），用干扰反应中各个处理的相应参数估计出平均d值如表4。

由实验结果估计出空间异质性变化对干扰反应参数变化的影响为：

$$Cm_y = 0.796278e^{-\frac{0.224159}{Y}} \quad (16)$$

由表4可知，随着空间异质性提高，捕食者个体间的相互干扰效应减弱，空间大小对干扰反应的影响尤其显著，而空间异质性对干扰反应的影响较小。

Hassell和Rogers（1972）提出了带有干扰参数的捕食作用方程：

$$N_e = adNP^{1-m} / (1 + aThN) \quad (15)$$

（d为常数，余同前）。

$$Cd_y = 2.829913e^{-\frac{1.002626}{Y}} \quad (18)$$

$$Cm_z = 1.063129e^{-\frac{6.12 \times 10^{-8}}{Z}} \quad (17)$$

$$Cd_z = 1.070495Z^{0.008120} \quad (19)$$

（Y为培养皿底面积的倍数，Z为0.0001苑禾的倍数）

假设空间大小和空间复杂度对干扰反应的影响是独立的，由表4和（16）至（19）式可得到雌成蛛个体间的干扰反应参数修正公式：

$$m = m_0 \cdot C_m \cdot C_z = 0.673956 e^{-\frac{0.224159}{Y}} \cdot e^{-\frac{6.12 \times 10^{-6}}{Z}} \quad (20)$$

$$d = d_0 \cdot C_d \cdot C_z = 1.210342 e^{-\frac{1.002625}{Y}} \cdot Z^{0.000112} \quad (21)$$

(m_0 , d_0 为培养皿内干扰反应实验估计的参数)。

2. 模型验证

将参数方程(9)、(10)、(20)、(21)代入方程(15)算得理论捕食数。由图8可知,理论捕食数与实际捕食数极其吻合。因此,根据实验建立参数方程,方程(15)在一定程度上描述实验条件下雌成蛛对褐飞虱5龄若虫的捕食作用。

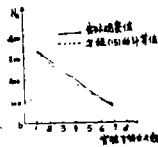


图8 塑料盆内验证实验结果 ($a = 0.198767$, $T_h = 0.02013$, $m = 0.68435$, $d = 1.239322$)

3. 空间异质性对捕食作用率的影响

捕食作用率随捕食者和猎物密度增加下降。捕食者密度低时, E 下降较快, 随着捕食者密度进一步增加, E 下降缓慢; 猎物密度越大, 捕食者数量变化对 E 的影响越小。空间异质性提高, 捕食作用率增加, 在同样的猎物密度和捕食者密度下, 捕食作用率在大容器内比小容器内大; 空间复杂度对捕食作用率影响不甚明显(图9)。这意味着: 随着空间异质性提高, 捕食者尽可能减少种内竞争, 最大限度地提高自身种群的适合度(fitness)。

(六) 温度对功能反应的影响:

在不同恒温条件下, 测定雌成蛛对5龄若虫的捕食作用, 其结果见表5。

若寻找效率和处置时间为温度(T)的函数, 则有:

$$a(T) = -4.602718 + 0.41844T - 0.007385T^2$$

$$T_h(T) = 0.125684 - 0.00723T + 0.000127T^2$$

温度主要是通过影响捕食者的活动能力、饥饿程度、消化能力等, 来影响寻找效率和处置时间。比较表2和表5可知: 变温与恒温对功能反应的影响不一致。因此, 在估计拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用时, 应该用变温条件下的实验结果。

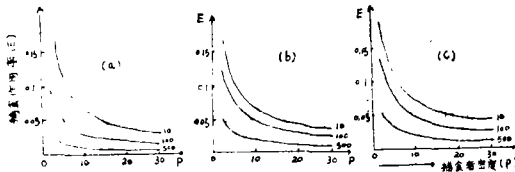


图9 空间异质性对捕食作用率的影响, 曲线旁边数值为猎物数量 (a) 培养皿, (b) 无禾大纱筒 (c) 6 丛禾大纱筒

表5 温度对功能反应的影响

温度 (°C)	a	T_h	r^2
20	0.738232	0.033511	0.95
25	1.44297	0.027486	0.97
30	1.146189	0.028400	0.98
35	1.006118	0.028949	0.97
40	0.340117	0.045345	0.74

三、问题与讨论

由上分析可知, 空间异质性对功能反应有极其重要的影响。这就提示我们: 随着空间异质性进一步提高, 功能反应能否由II型转变为III型呢? Murdoch(1975)指出: 不同密度的猎物存在, 可导致捕食者对猎物的功能反应为III型。褐飞虱在稻田内多为聚集分布, 数量极多, 因此, 拟环纹狼蛛对褐飞虱的功能反应有可能为III型反应。据推测: 当多种猎物共存、

猎物密度和空间异质性较高时,捕食者个体间的相互干扰效应是较小的。

关于天敌对害虫的作用效果评价,许多作者往往忽视了处置时间差异,捕食者对猎物的搜索过程和处置过程是相辅相成的。所以我们提出用寻找效率(a)和处置时间(Th)之比(a/Th)来衡量天敌对害虫的控制能力。a/Th越大,天敌对害虫的控制能力就越强。通过建立a/Th曲面可判断捕食者对某种猎物各个体年龄等级的控制作用大小。例如,由雌成蛛对褐飞虱寻找效率(a)的变化为:短翅型成虫(2.822502) > 5龄若虫(1.126014) > 4龄若虫(0.992273)。若单纯地按照寻找效率来评价,似乎是随着褐飞虱年龄的增加,雌成蛛控制能力依次增强,这显然与根据功能反应曲线判别结果不符。如果根据a/Th来判断,雌成蛛对不同年龄褐飞虱的控制能力,依次为:4龄(135) > 5龄(71.5) > 短翅成虫(11.0),这就和直接根据功能反应曲线的判别结果一致。

主要参考文献

1. 王洪全 周家友 1982 拟环纹狼蛛的生物学研究. 动物学报 28 (1): 69—79
2. 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 生态学报 2 (8): 239—254.
3. Fox, L.R. and Murdoch, W.W. 1978 Effects of feeding history on short-term and long-term functional responses in *Notonecta hoffmanni*. J. Anim. Ecol. 47: 945-959.
4. Free, C.A., Beddington, J.R. and Lawton, J.H. 1977 On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. J. Anim. Ecol. 46: 543-554.

PREDATION OF WOLF SPIDER, *LYCOSA PSEUDOANNULATA* ON BROWN PLANTHOPPER, *NILAPARVATA LUGENS*, AND ITS SIMULATION MODEL; I. FUNCTIONAL RESPONSE

ZHOU Jizhong CHEN Changming
(Hunan Agricultural College, Changsha)

In paddy fields, population dynamics of the wolf spider was found to be significantly correlated to that of brown planthopper. The functional response of the spider to brown planthopper can be described by Holling's equation. The mutual interference among individual predators can be described by Hassell and Varley's equation. The functional response parameters of the female adult spider to the fourth or fifth instar nymph or brachypterous adult of brown planthopper can be rectified by studies on heterogeneity as:

$$a = 0.07491x^{1.098488} \cdot Y^{-0.530312} \cdot Z^{-0.017456}$$
$$Th = 2.6252 \times 10^{-6} X^{3.648966} \cdot Y^{-0.02008} \cdot Z^{0.014375}$$

Similarly, the parameters of mutual interference response among the female adult spiders are rectified as:

$$m = 0.673956 e^{\frac{0.224159}{Y}} \cdot e^{-\frac{6.12 \times 10^{-6}}{Z}}$$
$$d = 1.210342e^{-\frac{1.002625}{Y}} \cdot Z^{0.008129}$$

It is also suggested that proportion of attacking rate to handling time (a/Th) can be used to estimate the control ability of natural enemies to pests.

KEY WORDS *Lycosa pseudoannulata* *Nilaparvata lugens*