

捕食者对猎物选择性的数量测定方法

周集中** 陈常铭

(湖南农学院)

摘 要

本文首次提出了定量测定捕食者对猎物转换程度的数学模型,通过配合许多选择捕食实验资料表明,本文提出的选择捕食数学模型能很好地描述各种捕食者对其猎物的选择捕食作用。提出了正、负转换行为的概念,分析了正、负转换行为的作用性质。并提出在应用能测定捕食者对两种以上猎物的嗜好性指数时,可以不考虑嗜好性的最大值随着相对猎物密度变化而变化的问题。

捕食者对猎物的选择性主要表现在两个方面:(1)对猎物的嗜好性(preference);(2)对猎物的转换程度(switching)。捕食者对猎物的选择性受捕食者种类、共存猎物种类、数量和各种环境因子的影响。如何正确地测定捕食者对猎物的选择性乃是捕食作用研究的一个重要内容。根据猎物在环境中的比例和在捕食者食物中的比例,不少作者提出了许多测定捕食者对猎物选择性的方法(scott, 1920; savage, 1931; Larsen, 1936; Cain and sheppard, 1950; Tinbergen, 1960; Ivlev, 1961; Murdoch, 1969, 1975; Jacobs, 1974; Mainly等, 1972)。但是,所有这些方法都只能测定捕食者对猎物的嗜好性,而对猎物的转换程度只能根据图解定性确定,未能定量地描述。为此,本文根据各种猎物在环境中的比例和在捕食者食物中的比例,测定捕食者对各种猎物的转换程度的数学模型。

一、数学模型

设环境中有 m 种猎物,其数量分别为 N_1, N_2, \dots, N_m ,各种猎物的比例分别为 F_1, F_2, \dots, F_m ,则有:

$$F_i = \frac{N_i}{\sum_{j=1}^m N_j} \quad (i = 1, 2, \dots, m) \quad (1)$$

设 Z_i 表示捕食者捕食第 i 种猎物的数量,并定义 m_i 为捕食者对第 i 种猎物的捕食数量与环境中的猎物总数之比。即:

$$m_i = \frac{Z_i}{\sum_{j=1}^m N_j} \quad (i = 1, 2, \dots, m) \quad (2)$$

由此,所有猎物的总死亡率(m_T):

* 本文系中国科学院基金委员会资助课题内容之一。承中国科学院动物研究所丁岩钦副研究员指教,特此志谢。

** 现在中国科学院动物研究所学习。

$$m_T = \frac{\sum_{i=1}^m Z_i}{\sum_{i=1}^m N_i} = \sum_{i=1}^m m_i \quad (3)$$

设捕食者对第 i 种猎物的捕食比例为 Q_i , 则有:

$$Q_i = \frac{Z_i}{\sum_{j=1}^m Z_j} \quad (i = 1, 2, \dots, m) \quad (4)$$

如果捕食者对第 i 种猎物不存在转换行为, 则设由该种捕食者引起第 i 种猎物的期望死亡率为 $f(F_i) = m_T F_i$ 。有: ①当捕食者对第 i 种猎物不存在喜好性时, 则 $m_i = m_T F_i$ 。②当捕食者对第 i 种猎物有正喜好性时, 则 $m_i > m_T F_i$ 。③当捕食者对第 i 种猎物有负喜好性时, 则 $m_i < m_T F_i$ 。

由此定义捕食者对第 i 种猎物的喜好性 (c_i) 为:

$$c_i = \frac{m_i - m_T F_i}{m_i + m_T F_i} \quad (5)$$

由 (2)、(3)、(4) 式可得:

$$c_i = \frac{Q_i - F_i}{Q_i + F_i} \quad (6)$$

即

$$Q_i = \frac{1 + c_i}{1 - c_i} F_i \quad (7)$$

$c_i = 0$ 表示捕食者对第 i 种猎物没有喜好性; $0 < c_i < 1$ 表示捕食者对第 i 种猎物有正喜好性 (positive preference); $-1 < c_i < 0$ 表示捕食者对第 i 种猎物有负喜好性 (negative preference)。事实上, (6) 式与 Ivlev (1961) 的模型一致。

如果捕食者对第 i 种猎物存在转换行为 (s_i), 且恒定不变, 则设由该种捕食者引起的第 i 种猎物的期望死亡率为 $f(F_i) = m_T F_i s_i^{i+1}$, 由 (5) 式可得:

$$c_i^t = \frac{m_i - m_T F_i^{i+1}}{m_i + m_T F_i^{i+1}} \quad (8)$$

由 (2)、(3)、(4) 式可得:

$$c_i^t = \frac{Q_i - F_i^{i+1}}{Q_i + F_i^{i+1}} \quad (9)$$

即:

$$Q_i = \frac{1 + c_i^t}{1 - c_i^t} F_i^{i+1} \quad (10)$$

s_i 表示捕食者对第 i 种猎物的转换程度。 $s_i = 0$ 表示捕食者对第 i 种猎物不存在转换行为; $s_i > 0$ 表示捕食者对第 i 种猎物存在正转换行为 (positive switching); $-1 < s_i < 0$ 表示捕食

者对第 i 种猎物有负转换行为 (negative switching)。 s_i 的绝对值越大, 表示转换程度越大。 c_i' 为伪喜好性 (pseudo preference)。

由方程 (7) 可得到各种猎物比例下 c_i 的离散估计值, 然后算出 c_i 的平均值及标准差, 取其平均值作为捕食者对第 i 种猎物喜好性的度量。假设 c_i 服从正态分布, 根据子样均值显著性统计检验公式, 以及两子样均值差异显著性统计检验公式, 可判断捕食者对某一猎物的喜好性, 以及捕食者对两种猎物喜好性的差异是否显著。

对于转换程度 (s_i) 的估计, 可将式 (10) 进行对数变换, 化为直线回归方程形式, 利用最小二乘法可估计出 c_i' 和 s_i 值。根据直线回归系数显著性统计检验公式, 以及两个直线回归系数差异显著性的统计检验公式, 可判断捕食者对某一猎物的转换行为, 以及捕食者对两种猎物转换行为的差异是否显著。

二、实验资料配合

1. 方程 (10) 的理论曲线

当捕食者对第 i 种猎物的转换行为不存在, 即 $s_i = 0$ 时, 理论捕食比例曲线为过原点的直线; 当捕食者对第 i 种猎物存在正转换行为, 即 $s_i > 0$ 时, 该曲线为一凹形曲线; 当捕食者对第 i 种猎物存在负转换行为, 即 $-1 < s_i < 0$ 时, 该曲线为一凸形曲线。转换程度越大, 即 s_i 的绝对值越大, 曲线的凹、凸性越大。当 $c_i' = 0$ 时, 无论转换程度多大, 该曲线均通过原点 (0, 0) 和终点 (1, 1), 正、负转换程度的标度是不对称的 (见图 1)。

在选择捕食实验中, 捕食比例与环境猎物比例的关系常表现为下列 3 种情形: ① 捕食比例与环境猎物比例增加的速度相等; ② 捕食比例比环境中猎物比例的增加速度快; ③ 捕食比例比环境中猎物比例的增加速度慢。以上 3 种情形均可用方程 (10) 来描述。

2. 实验资料配合

根据 Murdoch (1975) 的选择捕食资料图解, 将其转换成数据关系, 然后配合方程 (7)、(10), 其结果见表 1。

从表中决定系数一栏可知: 用方程 (10) 配合选择捕食实验资料, 决定系数均在 0.94 以上。因此, 方程 (10) 能很好地描述各种捕食者对其猎物的选择捕食作用。

三、讨 论

本文所提出的选择捕食测定方法具有以下优点: (1) 能很好地配合各种捕食者对其猎物的选择捕食实验资料, 具有广泛的应用性; (2) 根据方程 (10) 可定量地测定捕食者对猎物的转换程度, 参数估计简单, 应用方便; (3) 可用于测定捕食者在多种猎物共存时,

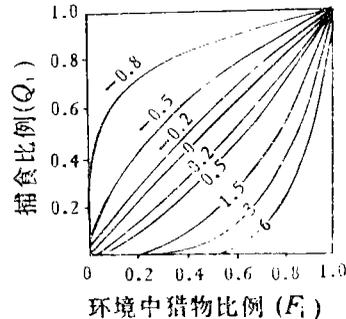


图 1 方程 (10) 的理论曲线, 曲线上的数值为 s_i 的取值。 $c_i' = 0$

Fig.1 The curves from equ(10) when pseudopreference $c_i' = 0$ and switching s_i changes. The number above each curve is the value of s_i about this curve

表 1 各种捕食者对猎物的喜好性和转换程度
Table 1 The preference and switching of various predator species to their prey species

捕食者	猎 物	喜好性 (c_i)	伪喜好性 (c_i')	转换程度 (s_i)	决定系数 (r^2)	资料来源
鹌鹑 <i>Quail</i>	红糕点	0.0336	0.1689	0.2522*	0.99	Murdoch(1975)图16
喇叭虫 <i>stentor</i>	眼虫 <i>Euglena</i>	0.1743*	0.0726	-0.2195*	0.98	Murdoch(1975)图17
鱼 <i>Poecilia reticulatus</i>	颤蚓 <i>Tubificids</i>	-0.2249	0.3303	1.5249*	0.99	Murdoch(1975)图19 (·)
喇叭虫 <i>Stentor</i>	眼虫 <i>Euglena</i>	0.2662*	0.1528	-0.2950	0.99	Murdoch(1975) 图22
荔枝螺 <i>Thais marginata</i>	贻贝 <i>Mytilus edulis</i>	-0.2054*	-0.0866	1.0197*	0.94	Murdoch(1975)图23
鱼 <i>Begebiel</i>	摇蚊 <i>Midge</i>	-0.0276	-0.1171	-0.3332*	0.99	Murdoch(1975)图25
七星瓢虫 <i>Coccinella 7-punctata</i>	豌豆蚜 <i>Acrithosiphon pisium</i>	0.0490	-0.0377	-0.1826	0.95	Murdoch(1975) 图24(▲)
		-0.0544	-0.0235	0.0651	0.99	Murdoch(1975) 图24(■)
		0.0032	-0.1221	-0.2648	0.95	Murdoch(1975) 图24(·)
草间小黑蛛 <i>Erignidium graminicolum</i>	棉铃虫 <i>Heliothis armigera</i>	-0.2072	-0.0996	0.2410*	0.99	李超(1982)图 2

* 表示在 $\alpha=0.05$ 水平上, 喜好性或转换行为与零假设($c_i=0$ 或 $s_i=0$)比较, 统计检验显著。

对各种猎物的选择性; (4) 可以从数学上判断捕食者对猎物的选择性是否存在, 以及判断不同捕食者对同一猎物, 或同一捕食者对不同种猎物选择性的差异。

然而, 此模型也仅只考虑了捕食者对猎物的选择性与猎物相对丰盛度之间的关系, 没有考虑猎物的绝对数量等其他因素对选择性的影响。事实上, 猎物的绝对数量、捕食者的饥饿程度对捕食者的喜好性和转换行为的表现影响较大, 当总猎物数量极少、捕食者非常饥饿时, 可能对任何一种猎物均不表现喜好性和转换行为。因此, 在比较喜好性或转换程度时, 必须考虑总猎物密度, 猎物共存种类及其他实验条件是否一致。

捕食者对猎物的喜好性, 决定于捕食者和猎物的行为、生理生态特性。这些特性是各个物种所具有的特性, 是比较稳定的, 故可认为某一捕食者对某一猎物的喜好性是一定的。因此, 在转换行为不存在时, 捕食比例曲线为过原点的直线, 该直线斜率反映了捕食者对猎物喜好性的大小, 故可用方程(7)来估计捕食者对猎物的喜好程度。实际上, 根据实验资料, 用方程(7)估计的喜好性也只是捕食者对猎物的表观喜好性(apparent preference)。如果转换行为存在, 即捕食者对猎物的喜好性随该种猎物在环境中的比例变化而变化, 捕食比例曲线就不为一条直线。如果捕食者对猎物的捕食比例随该种猎物在环境中的比例增加而正加速增加, 则认为捕食者对该种猎物存在正转换行为; 反之, 则认为存在负转换行为。正转换行为与Murdoch(1969)定义的转换行为的意义一致。

导致正、负转换行为的机制是不同的, 正转换行为主要决定于猎物的相对有利性¹⁾

1) 对于可利用性(availability)和有利性(profitability)概念, 在不同的文献中意义不同, 有些作者把二者视为一样, 为使用方便起见, 作者做如下区分: 可利用性——决定于猎物的行为、生理生态特性, 但与猎物数量无关; 有利性——不但决定于猎物的行为, 生理生态特性, 而且更重要的是决定于猎物数量。

(relative profitability), 负转换行为是猎物的相对可利用性 (relative availability)、捕食者的饱食行为和猎物的相对有利性综合作用的结果。正、负转换行为的性质, 对种群稳定性的影响是不同的。当总猎物密度固定, 捕食者对猎物的捕食总数不变时

$$\left(\frac{\partial(Na_1/N_1)}{\partial N_1} = \frac{Na_1 + Na_2}{N_1 + N_2} \cdot \frac{1 + c_1'}{1 - c_1'} \cdot s_1 F_1^{s_1 - 1} \right), (N_1, N_2 \text{ 分别表示猎物 1 和猎物 2 的数量, } Na_1, Na_2 \text{ 分别表示捕食者捕食猎物 1 和猎物 2 的数量), 正转换行为可引起猎物密度制约死亡} \left(\frac{\partial(Na_1/N_1)}{\partial N_1} > 0 \right), \text{ 负转换行为可导致猎物逆密度制约死亡} \left(\frac{\partial(Na_1/N_1)}{\partial N_1} < 0 \right), \text{ 当总猎物密度固定, 捕食者对猎物的捕食总数随着某一猎物的相对数量变化时} \left(\frac{\partial(Na_1/N_1)}{\partial N_1} = \frac{Na_2 \left\{ 1 + \frac{1 - c_1'}{1 + c_1'} s_1 F_1^{-(s_1 + 1)} \right\}}{N_1^2 \left[\frac{1 - c_1'}{1 + c_1'} F_1^{-(s_1 + 1)} - 1 \right]^2} \right), \text{ 正转换行为可引起猎物密度制约死亡, 负转换行为只有}$$

在当某种猎物的相对丰盛度较小, 对该种猎物的负转换程度较大时, 才导致猎物逆密度制约死亡;

$$\text{当总猎物密度变化时} \left(\frac{\partial(Na_1/N_1)}{\partial N_1} = \frac{Na_2 \left\{ 1 + \frac{1 - c_1'}{1 + c_1'} F_1^{-(s_1 + 1)} (s_1 F_2 - F_1) \right\}}{N_1^2 \left[\frac{1 - c_1'}{1 + c_1'} F_1^{-(s_1 + 1)} - 1 \right]^2} \right)$$

很难得出一般结论。一般来说, 正转换行为增强猎物种群的稳定性, 负转换行为降低猎物种群的稳定性。

方程 (10) 中 c_1' 不仅是捕食者对猎物的捕食比例 (Q_1) 和环境猎物比例 (F_1) 的函数, 而且是转换行为 (s_1) 的函数。所以, 由方程 (10) 估计的 c_1' 值是捕食者对猎物的喜好性和转换行为的综合反映, 当转换行为不存在时, $c_1 = c_1'$ 。由前表可知, 根据 c_1 或 c_1' 值得出的结论是不同的, 为方便计, 我们定义 c_1' 为伪喜好性。

用方程 (7) 和方程 (10) 配合实验资料所得结论, 与用 Murdoch (1969, 1975) 方法测定所得结论, 是不完全一样的。如草间小黑蛛捕食棉铃虫幼虫, 用 Murdoch (1975) 方法测定不存在转换行为, 而用方程 (10) 测定, 存在转换行为; 又如七星瓢虫捕食豌豆蚜, 不存在喜好性和转换行为, 这与用 Murdoch (1969) 方法测定所得结论一致。

对喜好性和转换行为进行统计检验, 要求抽样总体服从正态分布。实际应用时, 一般均假定抽样总体服从正态分布, 直接进行统计检验, 这样所得结论具有两种可能性: 一种是抽样总体服从正态分布, 所得结论在 α 置信水平上是可信的; 另一种是抽样总体不服从正态分布, 所得结论是不可信的。这就是为什么前表中有些 c_1 或 s_1 绝对值较大, 通过统计检验也不显著的原因。在抽样总体不服从正态分布时, 可适当地加大样本数, 然后进行统计检验。

Cock (1978) 指出, 象 Ivlev (1961) 方程之类的、能够测定捕食者对两种以上猎物的喜好性指数, 喜好性的最大值依赖于猎物的相对密度。例如: (1) 设总猎物密度为 100 头, 其中猎物 1 和猎物 2 各占 50 头, 若捕食者只捕食猎物 1, 不捕食猎物 2 且把猎物 1 全部吃

完, 则由方程 (7) 得到的, 对猎物 1 喜好性的最大值为 $0.33 \left(c_1 = \frac{1-0.5}{1+0.5} = 0.33 \right)$; (2) 设总猎物密度同样为 100 头, 其中猎物 1 只占 2 头, 猎物 2 占 98 头, 若捕食者只捕食猎物 1, 不捕食猎物 2, 且把猎物 1 全部吃完, 则由方程 (7) 得到的、对猎物 1 喜好性的最大值为 $0.96 \left(c_1 = \frac{1-0.02}{1+0.02} = 0.96 \right)$ 。因此, 在同样的总猎物密度下, 捕食者对某一猎物喜好性的最大值, 随该猎物的相对密度而变。这仅是一种理论推导, 在具体的选择捕食实验中, 存在的可能性是极小的。其一, 大多数无脊椎动物捕食者, 虽然在整个猎物生境内常表现为聚集寻找猎物, 但在猎物生境中的每个猎物块 (pachiness) 内随机寻找猎物, 特别是在室内实验条件下, 更趋于随机寻找。环境中某种猎物的数量越多, 捕食者遭遇该种猎物的数量也就越多, 既然两个猎物种均是捕食者的食物, 那么捕食者对某种猎物的捕食数量一定与遭遇该种猎物的数量成一定的比例关系, 只与某种猎物遭遇而完全不捕食该种猎物, 这对捕食者本身的生存是不利的。从多食性捕食者最优取食对策的观点来看: 捕食者为了生存, 要得到最大的报酬率 (reward rate), 尽可能地攻击最有利的猎物。因此, 在选择捕食实验中, 象上例中的假设, 不管某种猎物密度如何变化, 捕食者完全只捕食该种猎物, 而不捕食另外一种共存的猎物, 此情形发生的可能性是极小的。其二, 捕食者对某种猎物的喜好性是一定的。因此, 在同样的实验条件下, 上例中情形 (1) 和情形 (2) 同时存在的可能性也是极小的, 对于随机寻找、喜好性一定的捕食者来说, 要在许多猎物个体中, 把数量极其稀少的某一种猎物的所有个体寻找到, 几乎是不可能的。其三, 在测定捕食者对猎物的喜好性时, 一般是采取总猎物密度不变, 在各种不同的相对猎物密度下测定, 然后取在各种相对猎物密度下估计得到的喜好性离散值的数学期望, 作为捕食者对猎物喜好性的度量。因此, 即使例中的情形 (1) 和情形 (2) 同时存在, 这样估计得到的喜好性指标也是比较合理的。基于上述, 我们认为, 在应用方程 (7) 等能测定捕食者对两种以上猎物的喜好性指数时, 可以不考虑喜好性的最大值随相对猎物密度变化而变化的问题。

参 考 文 献

- 中山大学数学力学系, 1980 概率论及数理统计。下册。人民教育出版社。
 李超、丁岩钦等 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。
 Cock, M.J.W. 1978 The assessment of preference. *J. Anim. Ecol.* 47:805—816。
 Hassell, M.P. and T.R.E. Southwood 1978 Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:37—48。
 Jacobs, J. 1974 Quantitative measurement of food selection: A modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia (Berlin)* 14:413—417。
 Krebs, J. 1977 Optimal foraging: theory and experiments. *Nature* 268:583—584。
 Murdoch, W.W. and A. Oaten 1975 Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9:1—131。
 Murdoch, W.W. 1977 Stability effects of spatial heterogeneity in predator-prey systems. *Theor. Pop. Biol.* 11:252—273。

QUANTITATIVE MEASUREMENT OF SELECTIVITY OF PREDATOR FOR PREY

Zhou Jizhong Chen Changming
(Hunan Agricultural College, Changsha, China)

This paper first suggests an equation to measure the parameter of switching(s_i)

$$Q_i = \frac{1 + c_i'}{1 - c_i'} F_i^{s_i + 1}$$

It can describe the data from a lot of selective predatory experiments very well. The paper also suggests that switching is distinguished into two classes: positive switching($s_i > 0$) and negative switching ($-1 < s_i < 0$). Generally, the former, which is the same meaning as Murdoch's (1969) definition about switching, causes the density-dependent mortality on the prey population and the latter causes the inverse density-dependent mortality. Finally, it suggests that it is unnecessary to consider the maximum of preference of predator for a certain prey species varying with the relative density of this prey species under the fixed total prey density when the indexes like Ivlev's (1961), which can measure the preference of predator to above two coexistent prey species, are applied.