

拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用 及其模拟模型的研究

IV. 单种捕食者-两种猎物系统的模拟模型及其稳定性分析

周集中 陈常铭

(湖南农学院, 长沙)

提 要

本文提出了描述单种捕食者-两种猎物系统的模拟模型。在功能反应和选择捕食实验的基础上, 应用数值模拟方法分析了模型中各参数对稳定性的影响, 以及拟环纹狼蛛-褐飞虱、稻纵卷叶螟三物种系统的稳定性。

一、数学模型

Hassell(1979)提出了描述单种捕食者-两种猎物系统的模拟模型。该模型假设: (1) 两种猎物种群服从 Logistic 增长; (2) 两种猎物之间存在明显的资源竞争; (3) 捕食者对两种猎物的功能反应属 I 型反应; (4) 捕食者对两种猎物的攻击均服从负二项式分布。即

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \exp\{r_1 - r_1/D_1(N_{1,t} + \alpha_1 N_{2,t})\} f_1(P_t) \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \exp\{r_2 - r_2/D_2(N_{2,t} + \alpha_2 N_{1,t})\} f_2(P_t) \\ P_{t+1} = N_{1,t} [1 - f_1(P_t)] + N_{2,t} [1 - f_2(P_t)] \end{cases} \quad (1)$$

其中

$$f_1(P_t) = \left[1 + \frac{\alpha_1 P_t}{k_1}\right]^{-k_1}, \quad f_2(P_t) = \left[1 + \frac{\alpha_2 P_t}{k_2}\right]^{-k_2}$$

在稻田生态系统内, 褐飞虱和稻纵卷叶螟占有不同的生态位, 可以认为它们之间不存在资源竞争。因此, 对于拟环纹狼蛛-褐飞虱、稻纵卷叶螟三物种系统, 我们假设: (1) 两种猎物服从 logistic 生长曲线; (2) 两种猎物之间不存在资源竞争; (3) 捕食者对两种猎物的攻击服从负二项式分布; (4) 捕食者对两种猎物存在喜好性和转换行为; (5) 捕食者对两种猎物的功能反应为 II 型反应, 且捕食者个体间相互干扰; (6) 捕食者具有生长发育和维持新陈代谢所需的最低能量阈值; (7) 捕食者还可捕食其他种类的猎物, 对其他猎物的依赖性取决于共存猎物种类、数量和相对可利用性。由此, 提出如下模拟模型:

* 本文是中国科学院科学基金委员会资助课题内容之一。曾得到中国科学院动物研究所丁岩钦研究员的指教, 在此致谢。

本文于1985年3月12日收到。

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \exp[r_1(1 - N_{1,t}/D_1)]f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \exp[r_2(1 - N_{2,t}/D_2)]f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \\ P_{t+1} = P_t \left\{ \frac{\alpha_1 N_{1,t}}{P_t} \left[1 - f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \right] + \frac{\alpha_2 N_{2,t}}{P_t} \left[1 - \right. \right. \\ \left. \left. - f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \right] - (\alpha_1 F_1 + \alpha_2 F_2)\beta \right\} + xP_t \end{cases} \quad (2)$$

其中:

$$f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) = \left(1 + \frac{TdP_t^{1-m} \sum_{i=1}^2 \alpha_i F_i}{k_1 \left(1 + \sum_{i=1}^2 \alpha_i F_i \sum_{i=1}^2 T_{hi} F_i \sum_{i=1}^2 N_i \right)} \cdot \frac{1 + c_1' F_1 (s_1 + 1)}{1 - c_1'} \right)^{-t_1}$$

$$f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) = \left(1 + \frac{TdP_t^{1-m} \sum_{i=1}^2 \alpha_i F_i}{k_2 \left(1 + \sum_{i=1}^2 \alpha_i F_i \sum_{i=1}^2 T_{hi} F_i \sum_{i=1}^2 N_i \right)} \cdot \frac{1 + c_2' F_2 (s_2 + 1)}{1 - c_2'} \right)^{-t_2}$$

式中 $N_{1,t}$ 、 $N_{1,t+1}$ 、 $N_{2,t}$ 、 $N_{2,t+1}$ 、 P_t 、 P_{t+1} 分别表示猎物 1、猎物 2、捕食者在第 t 代和 $t+1$ 代的数量; r_1 、 D_1 、 r_2 、 D_2 分别表示该捕食者不存在时猎物 1、猎物 2 的内禀增长率 (r) 和环境容纳量 (D); α_1 、 T_{h1} 、 α_2 、 T_{h2} 分别表示捕食者对猎物 1、猎物 2 的寻找效率 (α) 和处置时间 (T_h); T 为捕食者总可利用时间; m 为捕食者个体间的相互干扰参数, d 为常数; k_1 、 k_2 分别表示捕食者对猎物 1、猎物 2 的聚集攻击程度; α_1 、 α_2 分别表示捕食者捕食猎物 1 和猎物 2 的个体后, 转换成新个体的效率; s_1 、 s_2 分别表示捕食者对猎物 1 和猎物 2 的转换程度; c_1' 、 c_2' 分别表示捕食者对猎物 1 和猎物 2 的伪喜好性; β 表示捕食者用于生长和维持新陈代谢所需的最低能量阈值; x 为捕食者对其他猎物的依赖程度, 简称为依他度。

二、稳定性分析

在拟环纹狼蛛雌成蛛对褐飞虱二、五龄若虫 (令为猎物 1)、稻纵卷叶螟二、四龄幼虫 (令为猎物 2) 的功能反应和选择捕食实验的基础上, 试图通过数值模拟方法, 了解方程 (2) 的稳定性特征, 以及各参数对稳定性的影响。模拟模型中的参数估计见本研究的其他文章。

1. 捕食者个体间的相互干扰对稳定性的影响

数值模拟结果表明: 捕食者个体间的相互干扰对 3 物种作用系统影响较大。轻微的干扰作用使系统的稳定性增加, 干扰作用进一步加强又会使系统的稳定性下降。当 $m=0$ 、 $d=1$ 时, 3 物种系统呈以一定时间为周期的等幅振荡; 当 $m=0.1$ 时, 3 物种系统为减幅振荡, 最后可达到稳定平衡水平; $m=0.2$ 时, 系统呈减幅振荡, 但达到稳定平衡的速度比 $m=0.1$ 时快, 振幅减小; 当 $m=0.35$ 时, 系统为两点间等幅振荡。由此可知: 捕食者个体间一定的干扰作用能使 3 物种作用系统稳定性增加, 干扰作用过强, 系统的稳定性下降, 由稳定平衡点变成两点间等幅振荡, 当干扰作用加大到某一程度, 使两点间的振幅大到使某一物种数量小于 1 时, 3 物种就不能共存。这与李超 (1982) 的分析结果一致 (图 1)。

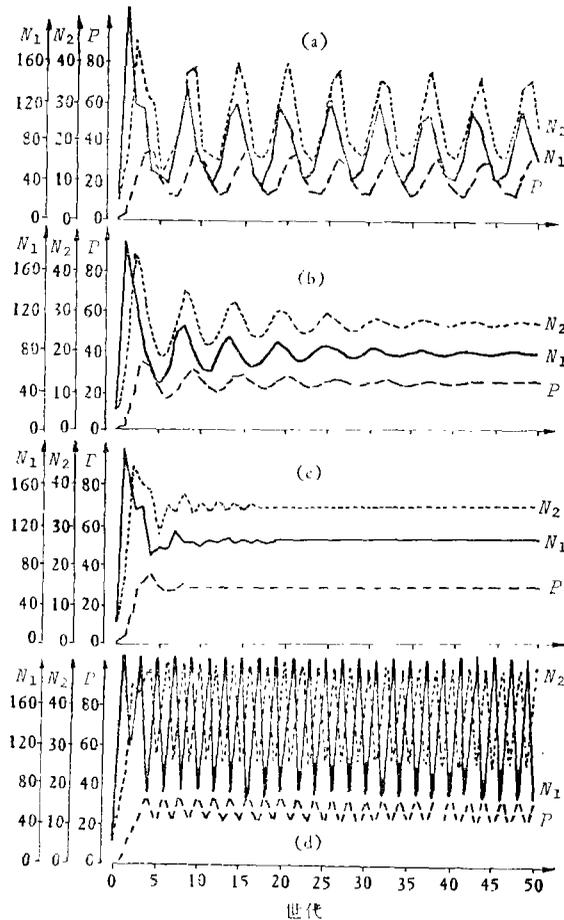


图 1 方程(2)的数值模拟结果, 示捕食者个体间的干扰反应 (m) 对稳定性的影响

Fig.1 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the mutual interference between predator individuals (m) on the stability of the model

其中 (where) $a_1=1.01116$, $a_2=0.872309$, $T_{h_1}=0.032771$, $T_{h_2}=0.042783$, $D_1=200$, $D_2=50$, $r_1=3.5$, $r_2=1.5$, $c_1'=0.057514$, $c_2'=0.00205$, $s_1=-0.00465$, $s_2=0.283251$, $k_1=k_2=2$, $a_1=a_2=0.2852$, $\beta=0.626$, $\alpha=0.2$

模拟初值: (the primary simulation values); $N_1=20$, $N_2=5$, $P=2$, (a) $m=0$, $d=1$. (b) $m=0.1$, $d=1.266262$, (c) $m=0.2$, $d=1.266262$, (d) $m=0.35$, $d=1.266262$

2. 聚集攻击参数 k 对稳定性的影响

捕食者一定的聚集攻击程度可使系统的稳定性增加, 聚击攻击程度过大或过小, 均使系统的稳定性下降。如当 $k_1=k_2=1.2$ 时, 系统呈减幅振荡, 最后可达到稳定平衡; 当 $k_1=k_2=2$ 时, 系统达到稳定平衡的速度变慢; 当 $k_1=k_2=0.6$ 时, 系统呈等幅振荡; $k_1=k_2=3.5$ 时, 系统呈间隙性的增幅振荡(图2)。然而, 捕食者对两种猎物聚集攻击程度的差异, 对系统稳定性的影响较大。当 $k_1=1.2$, $k_2=3.5$ 时, 系统呈减幅振荡; 当 $k_1=3.5$, $k_2=1.2$ 时, 系统呈以一定时间为周期的等幅振荡, 稳定性较低(图3)。由此可知: 捕食者聚集攻击程度过大或过小, 三物种不能稳定共存; 捕食者对不同猎物聚集寻找程度的差异, 可使系统表现出不同的稳定性特征。

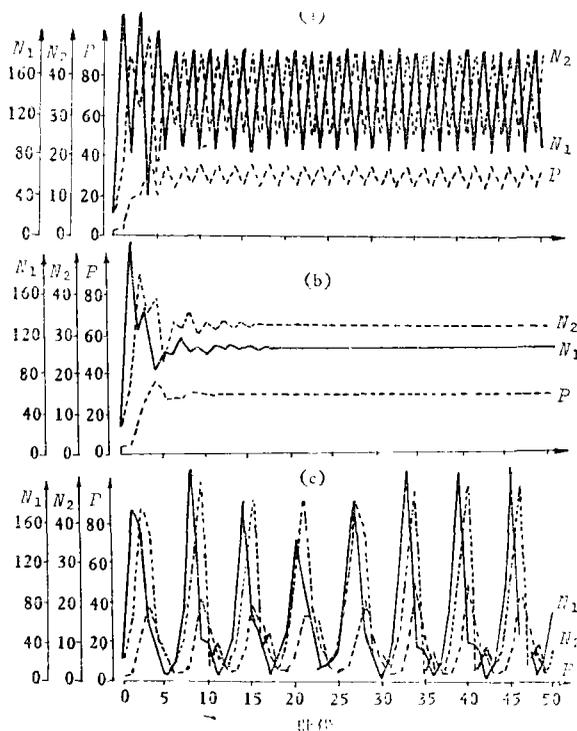


图 2 方程(2)的数值模拟结果, 示捕食者聚集攻击(k)对稳定性的影响

Fig.2 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the predator aggregation attack(k) on the stability of the model when $k_1=k_2$

其中(where), $m=0.1$, $d=1.266262$

其他参数值见图 1 The values of the parameters in eqn(2) are seen in Fig.1

(a) $k_1=k_2=0.6$, (b) $k_1=k_2=1.2$, (c) $k_1=k_2=3.5$

$k_1=k_2$ 时的情形见图1(b) (when $k_1=k_2$ the numerical simulation is showed in Fig.1(b))

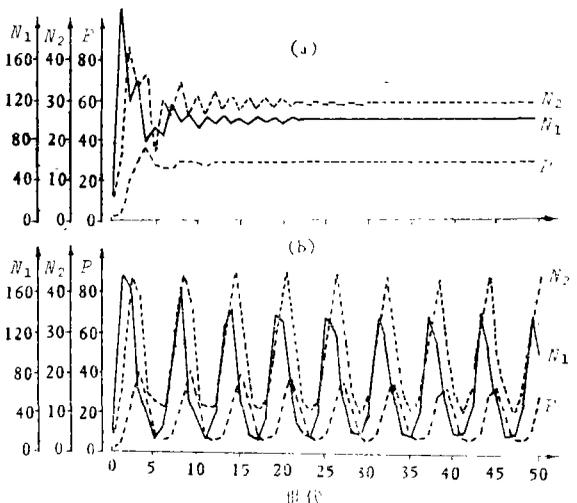


图 3 方程(2)的数值模拟结果, 示捕食者聚集攻击(k)对稳定性的影响

Fig.3 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the predator aggregation attack(k) on the stability of the model when $k_1 \neq k_2$

参数值见图 2 (The values of the other parameters in eqn(2) are seen in Fig.2) (a) $k_1=1.2$, $k_2=3.5$, (b) $k_1=3.5$, $k_2=1.2$

从生物学的角度来看: 如果捕食者聚集寻找程度过大 (即 k 值小), 意味着捕食者把搜索时间较多地分配在密度极高的猎物块上, 在猎物密度较低的猎物块上, 捕食作用弱, 可免遭捕食的猎物数量多。对内禀增长率大的褐飞虱来说, 幸存个体就易迅速大量繁殖, 从而逃脱捕食者的控制。如果聚集攻击程度过小, 意味着捕食者趋向于随机寻找, 在猎物生境的各个部分, 捕食作用均较强, 致使猎物种群数量达到极低水平, 而不易恢复到稳定平衡。这二种情况, 均使猎物数量波动幅度加大, 3 物种系统稳定性降低。

3. 依他度 x 对稳定性的影响

数值模拟结果表明: 捕食者对其他猎物的依赖性越强, 系统越不稳定。如当 $x=0$ 时, 系统呈减幅振荡, 最后可达到稳定平衡; 当 $x=0.3$ 时, 系统也呈减幅振荡, 但振幅加大; 当 $x=0.5$ 时, 系统变成以一定时间为周期的等幅振荡, 且振幅加大 (图 4)。由此可推知: 当依他度 x 增大到某一程度, 3 物种就不能共存。这与李超 (1982) 的分析结果一致。

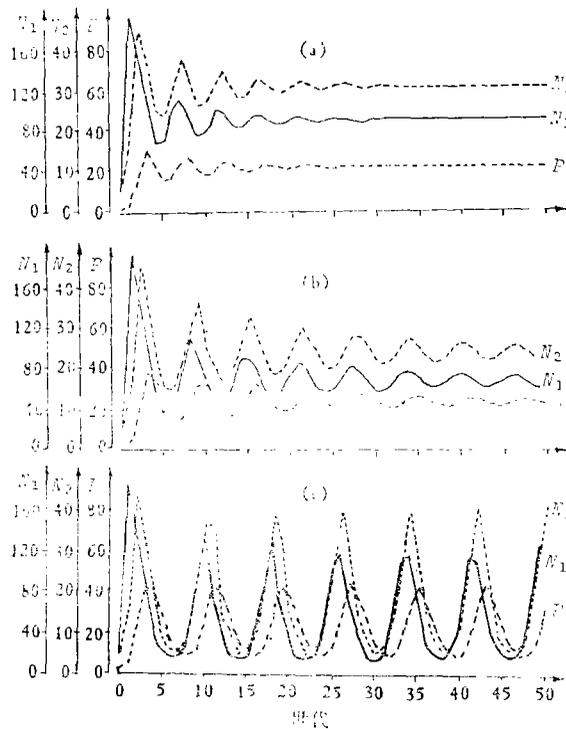


图 4 方程 (2) 的数值模拟结果, 示依他度 (x) 对稳定性的影响

Fig.4 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the degree of dependance on the other kinds of prey(x) on the stability of the model

其中 (where): $m=0.1$, $d=1.266262$

其他参数值见图 1 (The values of the other paramters in eqn(2) are seen in Fig.1)

(a) $x=0$, (b) $x=0.3$, (c) $x=0.5$

从生物学的角度来看: 如果捕食者对其主要猎物的依赖性不强, 一方面对主要猎物的控制作用减弱, 猎物有可能脱离捕食者的控制; 另一方面, 当主要猎物密度较低时, 因捕食者数量不随猎物数量下降而下降, 捕食者数量可能较多, 对主要猎物的捕食作用过强, 有可能导致猎物种群灭绝。但是, 对褐飞虱这样的 r 对策猎物来说, 生殖力强, 环境容纳量大, 又

因为捕食者聚集寻找行为存在，导致猎物种群灭绝的可能性是极小的。相反，由于捕食者的控制作用减弱，猎物种群数量就会剧增。褐飞虱、稻纵卷叶螟是稻田生态系统内的主要成员，数量繁多，是拟环纹狼蛛最主要的猎物。如果狼蛛对其他猎物的依赖性强，势必对褐飞虱、稻纵卷叶螟的控制作用减弱，有可能使 2 种害虫种群数量急增而爆发，3 物种系统不稳定。

4. 转换行为对稳定性的影响

数值模拟结果表明：正、负转换行为对方程(2)稳定性的影响不同。在一定范围内，随着正转换程度增加，系统的稳定性增加。当 $s_1 = s_2 = 0$ 和 $s_1 = s_2 = 0.2$ 时，系统均呈减幅振荡，但后者达到稳定平衡的速度比前者快，当 $s_1 = s_2 = 0.5$ 和 $s_1 = s_2 = 1$ 时，系统呈等幅振荡，振幅随着正转换程度增加而加大（图 5）。随着负转换程度增加，系统稳定性下降，如 $s_1 = s_2$

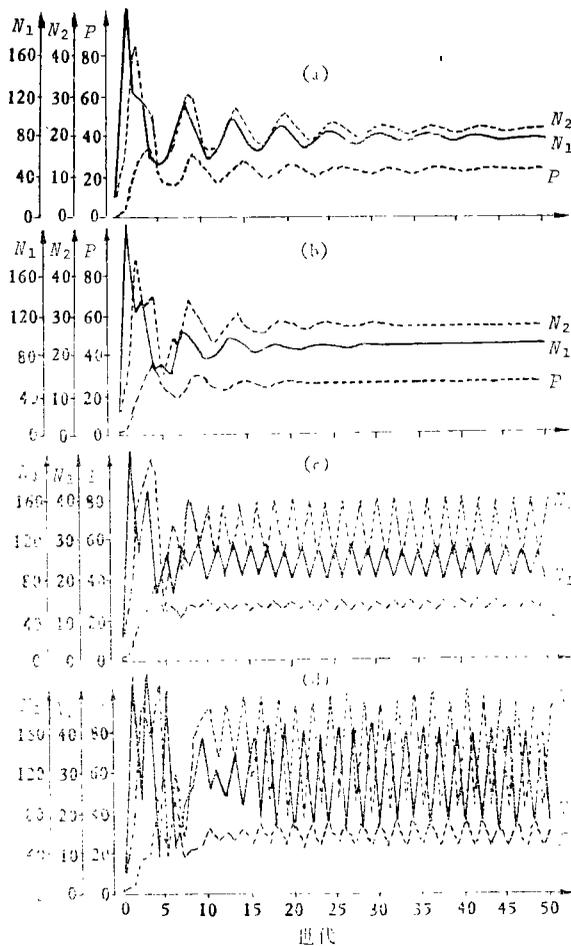


图 5 方程 (2) 的数值模拟结果，示正转换行为 (s) 对稳定性的影响

Fig.5 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the positive switching(s) on the stability of the model

其中 (where): $m=0.1, d=1.266262, c_1'=c_2'=0$

其他参数值见图 1 (The values of the other parameters in eqn(2) are seen in Fig.1) (a) $s_1 = s_2 = 0.0$, (b) $s_1 = s_2 = 0.2$, (c) $s_1 = s_2 = 0.5$, (d) $s_1 = s_2 = 1$

< 0 时系统的稳定性均比 $s_1 = s_2 = 0$ 时低 (图 6); 并且, 捕食者对不同猎物转换程度的差异, 可使系统表现出不同的稳定性。

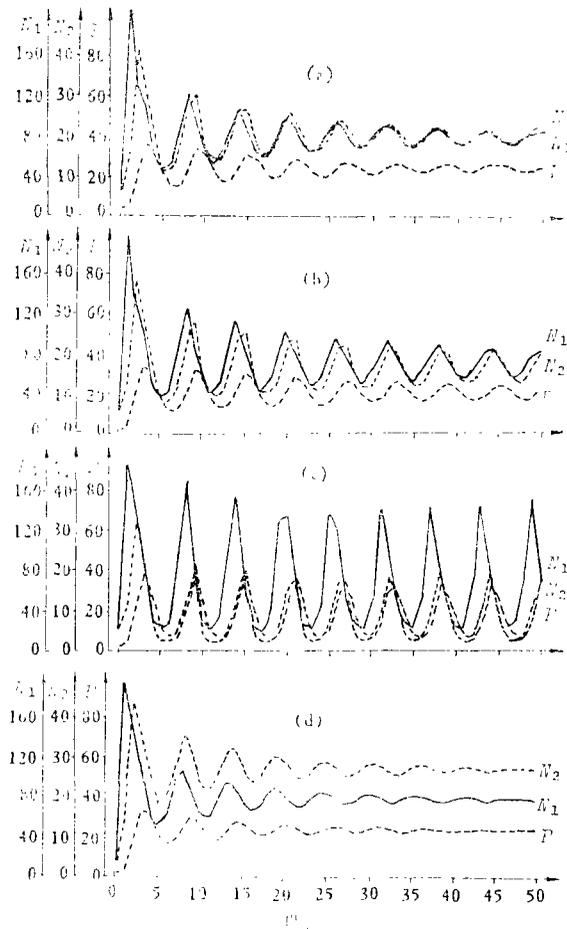


图 6 方程 (2) 的数值模拟结果, 示负转换行为 (s) 对稳定性的影响

Fig.6 Numerical simulations from eqn(2) illustrating the effects of the negative switching(s) on the stability of the model

参数值见图 5 (The values of the parameters in eqn(2) are seen in Fig.5) (a) $s_1 = s_2 = -0.1$,
(b) $s_1 = s_2 = -0.2$, (c) $s_1 = s_2 = -0.5$, (d) $s_1 = -0.3, s_2 = 0.3$

从生物学的角度来看, 负转换行为一般引起猎物逆密度制约死亡, 对猎物种群有去稳定 (destabilizing) 作用, 随着负转换程度加大, 去稳定作用增强, 使整个系统的稳定性下降。正转换行为通常引起猎物密度制约死亡, 可增强猎物种群的稳定性。然而, 引起密度制约死亡的正转换行为不一定导致整个系统的稳定性。捕食者-猎物整个系统的稳定性是多种参数共同作用的结果, 某参数对稳定性的影响还受到其他参数制约。当捕食者正转换程度特强, 意味着在环境中某一猎物比例较大时, 捕食者对该猎物的捕食比例仍很低, 环境中某一猎物比例超过一定的范围, 捕食者对该猎物的捕食比例急剧增高。对内禀增长率大的猎物来说, 在捕食者对其捕食比例较低的密度范围内, 就可迅速增殖, 从而导致整个系统不稳定。

据研究: 褐飞虱若虫、稻纵卷叶螟幼虫在田间服从负二项式分布, 平均 k 值分别为 $\bar{k}_1 =$

3.28, $\bar{k}_2 = 1.74$ 。我们假设拟环纹狼蛛对两种猎物攻击的分布与两种猎物的分布型式一致。在稻田内,当褐飞虱、稻纵卷叶螟共存和空间异质性较高时,拟环纹狼蛛个体间的相互干扰作用相对较小,粗估 $m = 0.3$;褐飞虱、稻纵卷叶螟是拟环纹狼蛛的主要猎物,故粗估 $x = 0.2$;根据褐飞虱和稻纵卷叶螟生命表,粗估 $r_1 = 3.5$ 、 $r_2 = 1.5$ 、 $D_1 = 200$ 、 $D_2 = 50$ 。由雌成蛛对褐飞虱二、五龄若虫和稻纵卷叶螟二、四龄幼虫的功能反应和选择捕食实验得 $a_1 = 1.01116$, $a_2 = 0.872309$, $T_{h1} = 0.032771$, $T_{h2} = 0.042783$, $c'_1 = 0.057514$, $c'_2 = 0.00205$, $s_1 = -0.000465$, $s_2 = 0.283251$ 。假设拟环纹狼蛛捕食褐飞虱和稻纵卷叶螟的转换效率相等,则有 $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.2852$, $\beta = 0.626$ 。根据以上参数进行数值模拟,其结果表明:拟环纹狼蛛-褐飞虱、稻纵卷叶螟三物种系统经过几代波动后,能达到稳定平衡,但最初几个世代种群数量波动较大(图7)。对于褐飞虱、稻纵卷叶螟这样的多化性迁飞害虫,最初几个世代种

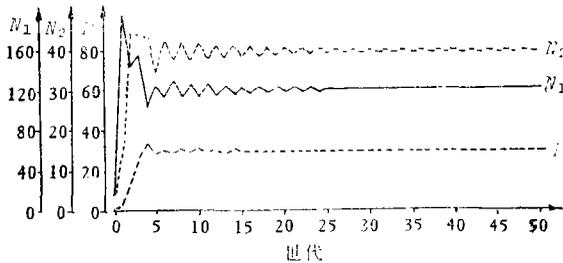


图7 方程(2)的数值模拟结果,示拟环纹狼蛛-褐飞虱、稻纵卷叶螟三物种系统的稳定性
 Fig.7 A numerical simulation from eqn(2) illustrating the stability of the three-species system for the wolf spider-brown planthopper and rice case worm
 模拟初值 (the primary simulation values): $N_1 = 20$, $N_2 = 5$, $P = 2$
 参数值见正文 (The values of the parameters in eqn(2) are seen in the text)

群数量波动大小尤为重要。如果在最初几代,环境中存在某些因素阻止或延迟狼蛛对褐飞虱种群数量和稻纵卷叶螟种群数量的响应时,则2种害虫就有可能脱离狼蛛控制而爆发。同时,最初几个世代种群数量波动大小与褐飞虱、稻纵卷叶螟,狼蛛的初始数量关系极为密切。因此,本文所提出的模拟模型能在一定程度上作为解释自然条件下所观察到的现象的一种理论依据。

三、讨 论

本文提出的模型是对Hassell(1979)提出的模型进行修改得来的。由于方程(2)考虑了捕食者个体间的相互干扰、II型功能反应,捕食者对猎物的转换行为以及对其他猎物的依赖程度等多种捕食作用成分,因而,就更加符合生态学的实际情况,具有更强的描述能力。方程(2)也可作为两种猎物不存在明显竞争时单种捕食者-两种猎物系统的一般模型。

在自然界中,种群数量变化是生物因子和非生物因子综合作用的结果,是一个极其复杂的变化过程。模拟模型中的各种参数,一些是通过功能反应和选择捕食实验估计的室内结果,另一些是通过他人实验估计的结果。室内实验结果能否真正完全反映自然条件下的情况?各个参数值的可靠性、准确性以及变化规律怎样?还有待进一步通过室内、室外实验加以校正。

捕食作用是一个复杂的生物学过程,特别是拟环纹狼蛛这样的捕食者,个体大,寿命

长,世代重叠现象严重,而模拟模型中没有考虑捕食者对猎物种群响应长于一个世代的时滞效应。其次,捕食者个体间互相残杀,仅用参数 m 不可能完全描述捕食者个体间的相互作用关系;捕食者和猎物的年龄结构对捕食作用影响,捕食者的发育速率、成活率与捕食者捕食猎物数量的关系,以及在稻田生态系统中拟环纹狼蛛的其他猎物种类、数量变化和褐飞虱、稻纵卷叶螟其他天敌种类、数量变化对拟环纹狼蛛-褐飞虱、稻纵卷叶螟3物种系统的影响等等。如何把这些因素结合到模拟模型中去,有待进一步研究。

参 考 文 献

- 周集中、陈常铭 1986 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. 生物防治通报2(1):2-9.
 周集中、陈常铭 1986 拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用及其模拟模型的研究 II. 单种捕食者-单种猎物系统的模拟模型及其稳定性分析. 生态学报 6(3):238-247.
 ———— 1987 捕食者对猎物选择性的数量测定方法. 生态学报 7(1):50-55.
 ———— 1987 拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用及其模拟模型的研究 III. 选择捕食作用. 生态学报 7(3):228-237
 Hassell, M.P. 1978 The dynamics of arthropod predator-prey systems, Princeton University Press, Princeton.
 Hastings, A. 1977 Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems. *Theor. pop. Biol.* 12: 37-48.
 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.

STUDIES ON PREDATION AND SIMULATION MODELS OF WOLF SPIDER *LYCOSA PSEUDOANNULTA* TO BROWN PLANTHOPPER *NILAPARVATA LUGENS* IV. SIMULATION MODEL AND STABILITY ANALYSIS ABOUT THE MODEL OF MONO PREDATOR-TWO PREY SPECIES SYSTEM

Zhou Jizhong Chen Changming

(Hunan Agricultural College, Changsha)

This paper suggests a simulation model of monopredator two prey species system as follows:

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = N_{1,t} \exp[r_1(1 - N_{1,t}/D_1)] f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \\ N_{2,t+1} = N_{2,t} \exp[r_2(1 - N_{2,t}/D_2)] f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \\ P_{t+1} = P_t \left\{ \frac{\alpha_1 N_{1,t}}{P_t} \left[1 - f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \right] + \frac{\alpha_2 N_{2,t}}{P_t} \left[1 - f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) \right] \right. \\ \left. - (\alpha_1 F_1 + \alpha_2 F_2) \beta \right\} + x P_t \end{cases}$$

wherc

$$f_1(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) = \left[1 + \frac{TdP_t^{1-m} \sum_{i=1}^2 a_i F_i}{k_1 \left(1 + \sum_{i=1}^2 a_i F_i \sum_{i=1}^2 T_{hi} F_i \sum_{i=1}^2 N_i \right)} \cdot \frac{1 + c_1'}{1 - c_1'} F_1^{(s_1+1)} \right]^{-k_1}$$

$$f_2(N_{1,t}, N_{2,t}, P_t) = \left[1 + \frac{TdP_t^{1-m} \sum_{i=1}^2 a_i F_i}{k_2 \left(1 + \sum_{i=1}^2 a_i F_i \sum_{i=1}^2 T_{hi} F_i \sum_{i=1}^2 N_i \right)} \cdot \frac{1 + c_2'}{1 - c_2'} F_2^{(s_2+1)} \right]^{-k_2}$$

The research on the behaviour of the simulation model shows several conclusions as follows:

(1) A certain degree of the mutual interference between predator individuals increases the stability of the model.

(2) A certain degree of predator aggregation attack increases the stability of the model.

(3) The more the predator depends its prey, the more stable the model is.

(4) A certain degree of the positive switching increases the stability of the model. And the stability of the model decreases with the negative switching.

According to the parameters from the laboratory and field experiments, the interaction system of the spider-brown planthopper and rice case worm is stable.