

天敌昆虫

INSECTS AS NATURAL ENEMIES:
A PRACTICAL PERSPECTIVE

应用研究方法

[英] Mark A.Jervis 编

汪云刚 申 科 刘本英 刘 杰 主译



 中国农业出版社

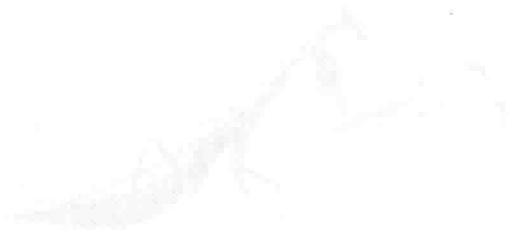
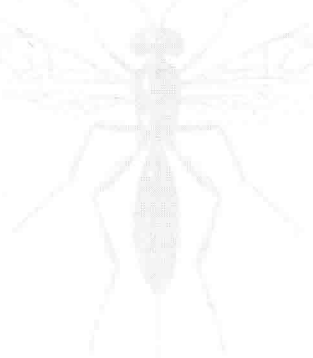


Insects as Natural Enemies:
A Practical Perspective

天敌昆虫应用研究方法

[英] Mark A. Jervis 编

汪云刚 申 科 刘本英 刘 杰 主译



中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

天敌昆虫应用研究方法 / (英) 马克·A. 杰维斯
(Mark A. Jervis) 编; 汪云刚等主译. —北京: 中国
农业出版社, 2017. 12

ISBN 978-7-109-23579-3

I. ①天… II. ①马… ②汪… III. ①应用昆虫学—
研究方法 IV. ①Q969.9

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 284379 号

Translation from the English language edition:

Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective

Edited by Mark A. Jervis

Copyright © Springer Science+Business Media B. V. 2007

This Springer imprint is published by Springer Nature.

The registered company is Springer Science+Business Media B. V.

All Rights Reserved.

本书中文简体翻译版由 Springer 授权中国农业出版社独家出版。未经出版者书面许可, 不得以任何方式复制或发行本书的任何部分。

北京市版权局著作权合同登记号: 图字 01-2018-0296 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 郭 科 孟令洋 杨 春

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2017 年 12 月第 1 版 2017 年 12 月北京第 1 次印刷

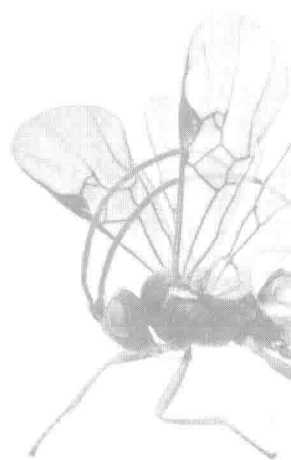
开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 43.5

字数: 1000 千字

定价: 150.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

本项目获现代农业茶叶产业技术体系 (CARS-23)、国家重点研发计划项目“茶园化肥农药减施增效技术集成研究与示范”课题“南亚热带(闽粤滇)茶园化肥农药减施增效技术集成与示范”(2016—2020, 2016YFD0200903)、云南省茶学重点实验室及云南省云岭产业技术领军人才培养计划等资助。



主 译：汪云刚 申 科 刘本英 刘 杰

副主译：何青元 漆丽萍 姚学坤 龙亚芹 段志芬

译 者（以姓名笔画为序）：

马 玲 王雪松 玉香甩 龙亚芹 龙丽雪

申 科 刘 杰 刘本英 孙雪梅 李 梅

李友勇 李光辉 李建萍 李晓霞 杨太源

何青元 汪云刚 张 洁 陈剑锋 罗美云

罗梓文 周玉忠 郑 雪 胡 剑 段志芬

姚学坤 漆丽萍

前言

PREFACE



在过去的 30 年里，昆虫天敌的应用和理论研究增长迅猛。捕食性昆虫和寄生性昆虫之所以适合做研究对象并受到重视，是因为其中的许多种类相对易于进行室内饲养和试验、大部分寄生性天敌生活史简单且害虫生物防治需求不断增长。

本书为 Jervis 和 Kidd (1996) 著作的修订扩充版，主要为相关专业学生和研究人员介绍捕食性天敌和寄生性天敌研究和评价的最适技术和方法。本书既非实践手册，也不是“菜谱”，多数章节主要介绍天敌的主要生物学特征，穿插介绍相关的观察和试验研究方法。其间大多未详细描述研究程序，但在必要时提供了指导，对于特定课题，读者可能需要查阅相关文献。

本人希望《天敌昆虫应用研究方法》可激励、帮助读者开展引人入胜的昆虫捕食和寄生生物学研究。

参考文献

Jervis M, Kidd N, 1996. Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation. London: Chapman and Hall: 491.



前言

第 1 章 搜索行为	1
1.1 寄生性昆虫和捕食性昆虫的行为	1
1.2 方法论	2
1.2.1 因果法	2
1.2.2 功能法	2
1.2.3 比较法	5
1.3 寄生性天敌试验前处理	7
1.3.1 饲养	7
1.3.2 寄生性天敌的经历	7
1.3.3 性比	8
1.4 行为数据的处理	8
1.4.1 行为的记录方法	8
1.4.2 行为数据分析	9
1.4.3 田间行为研究	9
1.5 寄主/猎物定位行为	9
1.5.1 引言	9
1.5.2 寄生性天敌和捕食性天敌的寄主/猎物栖境定位	10
1.5.3 寄生性天敌的寄主定位	20
1.5.4 对寄生性天敌气味和斑块标记的反应	23
1.5.5 斑块内搜索方式	24
1.5.6 寄生性天敌的寄主识别行为	26
1.5.7 寄主选择和猎物选择	27
1.6 窝卵数	31
1.7 取食寄主行为	34
1.8 寄主识别行为	35
1.8.1 引言	35
1.8.2 间接法	36



1.8.3	寄主识别行为的直接观察	37
1.8.4	重寄生	38
1.8.5	多寄生	40
1.8.6	同类相食	41
1.8.7	集团内捕食	41
1.9	性别分配	41
1.9.1	引言	41
1.9.2	局域配偶竞争	42
1.9.3	条件性性别分配	43
1.9.4	性别分配与大规模饲养	43
1.9.5	性比的密度依赖性转变	44
1.9.6	初级性比的测定	45
1.10	功能反应	45
1.11	转换行为	49
1.12	斑块时间分配	51
1.12.1	引言	51
1.12.2	影响斑块时间分配的因素	52
1.12.3	不同因素交互作用分析	52
1.12.4	斑块时间分配行为的遗传性变异	55
1.13	斑块防御行为	55
1.14	寄生性天敌在寄主种群中的分布状况	57
1.14.1	引言	57
1.14.2	聚集行为	57
1.14.3	相互干扰与假干扰	58
1.15	遭遇率测定	60
1.16	生活史特征与搜索行为	61
1.16.1	引言	61
1.16.2	卵量限制与时间限制	61
1.17	繁殖成本	62
1.18	虫龄依赖性搜索决策	62
1.19	搜索行为与分类学研究	62
1.20	搜索行为与寄主抵抗性	63
1.20.1	引言	63
1.20.2	寄主的生理抗性	63
1.20.3	行为性防御	64
1.21	天敌的搜索行为与群落生态学	64
1.22	结论	65
1.23	致谢	66

第2章 生活史	67
2.1 引言	67
2.2 天敌的解剖学研究	67
2.2.1 引言	67
2.2.2 技术	68
2.2.3 产卵器与雄虫外生殖器	70
2.3 雌虫生殖系统	70
2.3.1 卵巢	70
2.3.2 输卵管	73
2.3.3 卵的形状、大小和数量	75
2.3.4 “卵的发生”及其相关性状	76
2.3.5 卵量限制	80
2.3.6 产卵动机	81
2.3.7 受精囊复合体	81
2.3.8 附腺	82
2.3.9 杜氏(碱)腺	82
2.3.10 毒液腺(酸腺、毒腺)	83
2.4 雄虫生殖系统	84
2.5 性比	84
2.6 寄生性天敌卵在寄主体内的定位	84
2.7 生殖力	85
2.7.1 引言	85
2.7.2 同生群生殖力表	86
2.7.3 生物因素对生殖力的影响	87
2.7.4 物理因素对生殖力的影响	95
2.8 成虫寿命	98
2.8.1 引言	98
2.8.2 存活分析	99
2.8.3 生物因素对成虫寿命的影响	100
2.8.4 物理因素对成虫寿命的影响	103
2.9 未成熟期的生长和发育	104
2.9.1 引言	104
2.9.2 生物因素对生长和发育的影响	105
2.9.3 物理因素对生长和发育的影响	124
2.10 未成熟期的存活率	129
2.10.1 引言	129
2.10.2 生物因素对未成熟期存活率的影响	129
2.10.3 物理因素对未成熟期存活率的影响	142



2.11 天敌的内禀增长率	143
2.11.1 引言	143
2.11.2 寄生蜂 r_m 的计算方法	143
2.11.3 寄主/猎物种类和发育阶段的影响	147
2.11.4 温度的影响	147
2.12 休眠	148
2.12.1 引言	148
2.12.2 生物因素对休眠的影响	149
2.12.3 物理因素对休眠的影响	150
2.12.4 休眠的适合度成本	151
2.13 生理资源的分配与动态研究	151
2.13.1 引言	151
2.13.2 资源分配模式	151
2.13.3 资源动态	152
2.13.4 研究方法	152
2.14 资源示踪	153
2.15 致谢	153
第3章 遗传学研究	154
3.1 引言	154
3.2 遗传标记与图谱	154
3.2.1 引言	154
3.2.2 遗传标记	155
3.2.3 遗传学基本概念	158
3.2.4 遗传图谱	163
3.3 生殖方式的遗传学研究	167
3.3.1 引言	167
3.3.2 产雄孤雌生殖	167
3.3.3 产雌孤雌生殖	168
3.3.4 产两性孤雌生殖	171
3.4 性别决定和性比的遗传学基础	171
3.4.1 性别决定的遗传学基础	171
3.4.2 性比的遗传学规律	176
3.5 数量遗传学研究	180
3.5.1 引言	180
3.5.2 经典数量遗传学方法	180
3.5.3 寄主—寄生性天敌互作的遗传学特征	186
3.5.4 QTL 定位	190

第 4 章 交配行为	196
4.1 引言	196
4.1.1 如何及为何研究天敌的交配行为	196
4.2 通用方法	198
4.2.1 田间和室内研究	198
4.2.2 试虫培养	199
4.2.3 试虫的标准化	199
4.2.4 试虫的处理	200
4.2.5 行为观察设备	200
4.2.6 空间局限的不利影响	201
4.2.7 控制环境温度	201
4.2.8 行为描述	202
4.2.9 行为记录设备	203
4.3 配对的形成与求偶行为	204
4.3.1 配偶搜索行为	204
4.3.2 炫耀行为的近因及其释放	205
4.3.3 求偶期间雄虫的躯体朝向	207
4.3.4 雄虫刺激的生成	209
4.3.5 雄虫在求偶行为中的投入	212
4.3.6 雌虫的可接受性	216
4.4 交配与授精	220
4.4.1 雄虫的交配准备	220
4.4.2 交配持续时间	221
4.4.3 授精过程	222
4.4.4 雄虫的精子消耗	222
4.4.5 性食同类	223
4.5 交配后事件	224
4.5.1 雌虫的精子利用	224
4.5.2 精子竞争、精子取代及精子优先度	224
4.5.3 交配频率与寿命	229
4.5.4 交配与产卵量	230
4.6 交配行为的比较研究	230
4.6.1 炫耀行为乃分类特征之源	230
4.6.2 交配行为与系统发生	232
4.7 结论	233
4.8 致谢	233

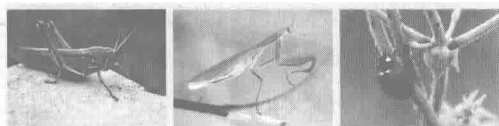


第5章 交配体制	234
5.1 引言	234
5.2 交配体制理论	234
5.3 交配体制的研究方法	236
5.3.1 理论与建模方法	236
5.3.2 行为学研究	238
5.3.3 遗传学研究	238
5.3.4 比较研究	243
5.4 寄生性天敌的交配体制的拆分	243
5.4.1 引言	243
5.4.2 羽化与出生地的交配行为	244
5.4.3 从出生地迁出	246
5.4.4 迁出后交配与迁入：出生地的交配行为	247
5.4.5 迁出后交配：出生地之外的交配地点	252
5.4.6 局域交配和非局域交配比较研究	254
5.4.7 雌虫的可接受性和雄虫的交配能力	258
5.5 捕食性天敌的交配体制	264
5.5.1 引言	264
5.5.2 为争夺雌虫进行的竞争	266
5.5.3 挑剔的雌虫	266
5.6 小结	268
5.7 致谢	268
第6章 种群和群落	269
6.1 引言	269
6.2 田间抽样方法	273
6.2.1 陷阱诱捕	273
6.2.2 真空网捕	281
6.2.3 扫网取样	285
6.2.4 马氏网捕法	287
6.2.5 击落采样法	289
6.2.6 目测计数法	292
6.2.7 活体植物组织、落叶层和土壤中天敌的分离采集方法 (包括羽化陷阱法和土壤灌水法)	295
6.2.8 诱捕采样	298
6.2.9 寄生性天敌未成熟阶段的采集抽样	306
6.2.10 标记—释放—重捕估计种群密度法	308
6.2.11 天敌活动的调查方法	311

6.3 营养关系的确定	325
6.3.1 引言	325
6.3.2 天敌搜索行为的田间观察	328
6.3.3 猎物和猎物遗骸的采集或检查	331
6.3.4 猎物和寄主可接受性的检测	334
6.3.5 检查寄主查找寄生性天敌未成熟个体	336
6.3.6 通过寄主饲养寄生性天敌	336
6.3.7 排泄物分析	339
6.3.8 消化道解剖	339
6.3.9 抗体法	341
6.3.10 猎物和寄主的标记方法	352
6.3.11 电泳法	354
6.3.12 基于 DNA 的技术	360
6.3.13 食物网的构建和分析	363
6.4 天敌田间种群的遗传变异	369
6.5 沃尔巴克氏体 (及其他细胞内共生体) 与捕食性天敌及寄生性天敌	372
6.5.1 引言	372
6.5.2 寄生性天敌体内沃尔巴克氏体的检测与鉴定	375
6.5.3 沃尔巴克氏体在食物网中是否存在水平传播	378
6.5.4 研究现状与展望 (食物网的类型、定位和最小样本量方面的探讨)	384
6.6 致谢	386
第 7 章 种群动态	387
7.1 引言	387
7.2 捕食和寄生作用的证明和定量研究	387
7.2.1 引言	387
7.2.2 经典生物防治天敌的引进	388
7.2.3 排除天敌法	391
7.2.4 杀虫剂干扰法	396
7.2.5 人工清除天敌法	398
7.2.6 生物“抑制”法	399
7.2.7 只出通道法	399
7.2.8 扩充捕食性天敌法	399
7.2.9 外放猎物捕食和寄生法	399
7.2.10 标记猎物法	400
7.2.11 田间观察法	401
7.2.12 消化道解剖法	401
7.2.13 血清学法	402
7.2.14 电泳法	404



7.3 天敌对昆虫种群动态的影响	405
7.3.1 引言	405
7.3.2 “寄生率”问题	406
7.3.3 相关分析法	407
7.3.4 生命表分析法	409
7.3.5 操纵性试验	421
7.3.6 试验组分分析	421
7.3.7 熔于一炉：分析模型	422
7.3.8 熔于一炉：模拟模型	432
7.3.9 兼顾可检验性和通用性	441
7.3.10 多物种互作	441
7.3.11 空间异质性与捕食性天敌—猎物模型	445
7.4 经典生物防治天敌的选择标准	450
7.4.1 引言	450
7.4.2 历史成就（或研究空白）——历史数据的应用	451
7.4.3 天敌的生态学特征和行为	452
7.4.4 非靶标效应	465
7.5 致谢	467
第8章 植食性	468
8.1 引言	468
8.2 天敌取食的植物材料种类及来源	469
8.2.1 引言	469
8.2.2 直接观察法	470
8.2.3 间接法	471
8.3 天敌利用的植物源食物是否具有专一性	474
8.4 资源利用模式的解析	477
8.5 昆虫的偏好性与觅食能量学	478
8.6 通过提供植物源食物进行害虫防治：直接法	482
8.7 天敌的传粉作用与访花网的应用	488
8.8 致谢	489
参考文献	490



第 1 章 搜索行为

M. D. E. Fellowes J. J. M van Alphen M. A. Jervis

1.1 寄生性昆虫和捕食性昆虫的行为

本章探讨天敌昆虫最广义上搜索行为的应用研究方法。首先，大多数天敌昆虫必须确定可找到猎物或寄主的生境位置；并必须在这些生境中找到猎物或寄主。一旦确定含有潜在目标的斑块位置，捕食性天敌或寄生性天敌必须选择猎物或寄主。此外，在判断寄主品质的过程中，寄生性天敌还要做出是否取食寄主、是否产卵或既取食又产卵等决断。若其决定产卵，则需解决性别分配和后代数量等问题（图 1-1）。这些活动都是“搜索行为”的组成部分。

天敌昆虫的搜索行为是现代生态学的核心研究内容之一。天敌昆虫搜索行为的研究有两大途径，其侧重点取决于研究者的兴趣（参阅下文）。不论研究者的动机如何，显然，同时采用两种方法来研究捕食性天敌或寄生性天敌的搜索行为更为有益。我们力图在本章强调这种交叉研究思维。

此外，我们还将对天敌昆虫的搜索行为进行综述。对搜索行为将只进行概述，重点介绍用于研究行为本身的试验。对于寄生性天敌的行为细节，读者可参阅 Godfray (1994) 和 Quicke (1997) 的著作。捕食性昆虫的相关文献极为散漫，但 New (1991) 对捕食者的普遍行为进行了全面介绍，而 Dixon (2000) 则综述了瓢虫的行为（瓢甲科 Coccinellidae）。

虽然有些小节（性比的操纵）的例子全部出自寄生性天敌文献，还有一些小节（如重寄生/同类相食）虽然对捕食性天敌和寄生性天敌都有介绍，但是是分开描述的，我们还是尽可能对捕食性天敌和寄生性天敌一起进行探讨。不过，研究捕食性天敌和寄生性天敌搜索行为的许多方法及其所涉及的理论都是相似的。

本章分为 5 个部分。首先，介绍天敌昆虫搜索行为的研究方法。其次，探讨捕食性天敌和寄生性天敌找到



造访哪个斑块
是产卵还是取食寄生，或两者同时进行
对每头寄主产下的窝卵数（并决定是否在
已被寄生的寄主体内产卵，即是否对寄主
进行重寄生）
取食时从寄主吸取多少血
决定所产后代的性比
何时离开斑块

图 1-1 搜索决策

注：不论是采用功能法还是因果法研究捕食性天敌和寄生性天敌的搜索行为，认识到天敌在搜索过程中要大量连续或同时做出决策对研究都非常有帮助。图中列出的是群居性寄生天敌可能需要做出的决策。



可能含有猎物或寄主的生境斑块的方法。第三,进一步探讨完成寄主或猎物定位的搜索方式。第四,探讨发现寄主或猎物后发生的事件,并探讨寄主偏好性和性别分配行为等问题。最后,简要介绍天敌昆虫搜索行为的生态学意义。

1.2 方法论

1.2.1 因果法

直到 20 世纪 70 年代后期,寄生性天敌的搜索行为还大多是采用近似法(即因果法或机械论方法)进行研究,特别注重对搜寻和识别寄主过程中引发寄生性天敌行为反应的刺激进行鉴定。通过这种方法,寄生性天敌的搜索行为研究取得了诱人的成果,并证明植食性昆虫、寄主植物和寄生性天敌之间往往存在错综复杂的三级营养关系。现在,我们已知某些化学物质可引发寄生性天敌的特定行为。该领域开展的一些研究已致力于将这些化学物质用在作物上,作为操控寄生性天敌行为的一种方法,以提高作物害虫的寄生率。许多寄生性天敌在对不同线索的反应上具有个体可塑性。并已发现许多寄生性种类对寄主环境相关的气味(1.5.2 小节)、颜色和形状有联结式学习能力(如 Dugatkin and Alfieri, 2003; Meiners et al., 2003)。

因果性问题往往不涉及复杂的理论。生物体是否对某特定化学刺激做出反应,或是否对某一刺激的反应强度大于另一刺激这类问题,可直接设计试验加以研究。在此过程中,试验人员要发挥创造力的地方在于试验技术,而不在于深层理论。不过,因果关系研究也可拓展到中枢神经系统如何处理信息这一领域。可就不同刺激如何影响动物的行为反应,或对同一线索的反应如何因动物的先前经历和内部状态而变化这类问题开展研究(Putters and Van den Assem, 1988; Morris and Fellowes, 2002)。

已有两种因果论方法被用于研究一系列不同刺激对动物搜索行为的综合作用:

① 将假说形式化为外部信息和内部状态如何引发行为的模型,并通过试验检验模型产生的预测结果。Waage (1979) 率先采用此法研究寄生性天敌。神经网络模型也已被用于分析寄生性天敌的性比分配行为(Putters and Vonk, 1991; Vonk et al., 1991)。

② 采用行为时间序列统计分析评估事件的随机性和顺序对生物行为的影响。采用该法的例子是采用比例风险模型分析影响寄生性天敌斑块用时分配的因素(Haccou et al., 1991; Tenhumberg et al., 2001a)。

1.2.2 功能法

采用功能法研究寄生行为最初由 MacArthur 和 Pianka (1966) 及 Emlen (1966) 提出,这种方法的理论基础为进化论。这种方法被 Charnov (1982) 称为“自然选择思维”,研究自然选择怎样塑造所研究行为这类问题。

由于搜索决策(图 1-1)决定产生后代的数量,搜索行为受到的自然选择压必定较强。假设自然选择是以使留下尽可能多后代的概率最大化的方式塑造了寄生性天敌的搜索和产卵行为,那么就有可能预测给定环境下的“最适”行为。在现实世界中,不存在不付代价就可产下无限后代的“妖妇”。由于资源往往有限,且个体繁殖需要成本[如物质和能量(参阅 2.14 节),以及搜索时间],增加繁殖上的投入必须与降低适合度的其他因素(如后代越多

往往意味着后代个体越小、寿命越短)相权衡。因此,产生尽可能多的后代未必总是最优对策。

我们之所以将自然选择思维称为功能法,是由于该方法的目的是阐明特定行为的功能。为达成这一目标,必须证明相同条件下该行为在适合度上的贡献比其他备选行为大。寄生性昆虫雌虫搜索行为对其后代的数量和质量都有直接影响,因此最适于检验最适假说。

功能法不仅适用于研究理论问题,也可用于研究生物防治用天敌的选择、评价和大规模饲养等问题。

有两种方法可用于研究行为生态学中的功能问题。一种方法是应用最适模型定量预测给定条件下的“最优”行为。另一种方法是考量最优行为对策取决于正在攻击同一寄主或猎物种群的其他个体正在采取的行动的可能性。两种方法都可以相似的方式用于天敌昆虫应用研究,而应用研究所得的结果则可用于构建更加切合实际的模型。

1.2.2.1 最适模型

最适模型可用于预测动物使其适合度长期最大化的行为方式。可通过确定以下假设来构建最适模型:

① 采用哪些假设性决策项,即要分析搜索行为主体的哪些行为选项(问题)。图1-1列出了天敌进行搜索时需进行的部分决策。进行有性繁殖的群居性寄生性天敌在决定窝卵数的同时还要确定要产卵的性比。若独立评估后代和性别分配这两个组分,即假设雌虫仅需进行一项决策,则这类寄生性天敌的这两个组分较易建模。在形式化模型中,所研究的决策项必须表示为一个或多个代数性决策变量(decision variable)。在某些后代(窝卵数)分配模型中,决策变量为每寄主产卵数,而在大多数斑块开发模型中,决策变量为斑块停留时间。

② 采用何种通用评价标准或最适标准,即如何对各种行为选项进行评价。通用评价标准是用于比较决策变量备选值的标准(换句话说,也就是动物为获得长远适合度收益而在短期内需最大化的项目)。例如,某些搜索模型是将搜索时的净能量收益率最大化,而另一些模型则是将每个被寄生寄主上子代的适合度最大化。

③ 采用何种约束条件,即哪些因素限制动物的行为选择,以及哪些因素限制可能获得的收益。各类因素都可能对搜索中的动物产生限制,涉及的范围从系统分类上的、发育上的、生理上的和行为上的因素到动物的时间预算不等。以寄生性天敌的窝卵数及雌虫行为选项的约束条件为例,雌虫的产卵寿命格局(生殖力)即是一项明显的约束条件。对于生存期连续进行卵发育的物种,最优窝卵数可能会大于任意时刻该虫的可产卵数。行为和时间预算约束条件同时限制寄生性天敌和捕食性天敌行为选项的一个例子是,正在进行搜索的昆虫不能同时处理猎物和搜索猎物。在这种情形下,处理猎物要牺牲搜索下一个猎物的时间。关于搜索模型要素的详细讨论,可参考 Stephens 和 Krebs (1986) 或 Cezilly 和 Benhamou (1996)。

通过查阅已有文献或根据个人经验,研究人员有时可以得知选择哪些决策变量、评价标准和约束条件最好。如能根据已有知识确定这些假设,就可根据这些备选假设建立模型,并将各个模型产生的预测与观察到的寄生性天敌或捕食性天敌行为进行比较。通过这种方法,就可能了解作用于所研究昆虫的选择压力的性质(Waage and Godfray, 1985; Mangel, 1989a; Cezilly and Benhamou, 1996)。

早期的最适模型假设搜索寄主的单个寄生性天敌所处的环境是静态的。这样的模型虽是