

天敌胁迫下食饵种群动态模型的突变分析*

赵学达^a, 赵惠燕^b, 刘光祖^a, 郑立飞^a, 李 军^b

(西北农林科技大学 a 生命科学学院; b 植保学院, 陕西 杨凌 712100)

〔摘 要〕 在Logistic 模型的基础上增加天敌的胁迫项, 构造了天敌胁迫下食饵种群的动态模型。在食饵种群的增长量和天敌的捕食量达到动态平衡的情况下, 推导出食饵种群动态的尖角突变模型。运用突变分析的方法, 解释了食饵种群在天敌胁迫下也有可能爆发的生态现象。尖角突变模型中的复合控制变量无需坐标转化即可判断系统所处的状态。从理论上解决了以往研究复合控制变量时参数转化的问题。参数简化后可得到折叠突变模型。

〔关键词〕 突变理论; 尖角突变模型; 种群动态; 折叠突变模型

〔中图分类号〕 O 192; Q 141

〔文献标识码〕 A

〔文章编号〕 1671-9387(2005)04-0065-04

突变理论^[1,2]是研究系统状态变量在控制变量连续变化下, 发生不连续变化现象的理论。由于生态系统中存在大量的突变现象, 突变理论被应用到生态学研究领域, 并将应用分为2类, 一类是定性研究生态系统中的突变现象^[3~6], 如李典谟等^[4]通过对种群阻滞模型的修改得到了种群动态的折叠突变模型, 解释了种群开采中开采率的问题; 赵惠燕等^[6]通过相似的建模方法建立了麦蚜种群动态系统的折叠突变模型, 解释了麦蚜防治强度的问题。另一类是尝试用定量的方法判断系统所处的状态, 如赵惠燕等^[7,8]利用尖角突变模型的控制变量判断系统所处的状态; 陈尚文等^[9]利用相似的办法判断桉木虱种群的发展动态。但在这些定量应用中尚存在不足, 所得试验数据需要坐标变化才能判断研究种群所处的状态, 解释生态系统中的突变现象。本研究从构造的天敌胁迫下食饵种群生态模型出发, 推出了种群动态的尖角突变模型, 从理论上解决了这种控制变量需要坐标转换的问题。

1 天敌胁迫下食饵种群动态模型的构造及其生物学意义

1.1 模型的构造

基于对食饵的保护, 假设当食饵种群密度小于一个固定的常数 N_m 时, 天敌对食饵种群将无影响, 对此可解释为当食饵种群小于 N_m 时, 天敌将因为难以完成取食行为而迁移。受Holling II 功能反应

项^[10] $\frac{aN}{1+bN}$ 的启发, 构造天敌胁迫下食饵种群的动态模型如下

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d}, N > N_m \quad (1)$$

式中, N 为食饵种群密度; r 为食饵种群的内在增长率; K 为自然情况下食饵种群的容纳量; P 为天敌的种群密度; k 为天敌的饱和捕食率; Pk 表示天敌的饱和捕食量。 $N - N_m$ 表示食饵种群中可以被天敌捕食的量, 即当食饵种群密度低到限值 N_m 时, 天敌将因为捕食行为的难以完成而迁移, $\frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d}$ 表示天敌的实际捕食量, d 表示天敌捕食的半饱和系数。

1.2 模型的生物学意义

此模型的生物学意义为: 当食饵种群密度小于 N_m 时, 食饵种群为没有天敌胁迫的自然种群, 食饵种群按Logistic 模型增长; 当食饵种群密度增加到大于 N_m 时, 食饵种群将有天敌的胁迫捕食, 因此模型中增添了胁迫项, 设 $f(N) = \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d}$ 。由于 $\frac{df(N)}{dN} = \frac{Pkd}{[(N - N_m) + d]^2} > 0$, 说明天敌的捕食量是食饵种群密度的增函数, 食饵种群密度的增加将引起天敌捕食量的增加。但由于天敌的捕食量有一个上限 Pk 限制, 随着食饵种群的增加, 天敌的实际

* 〔收稿日期〕 2004-10-29

〔基金项目〕 国家自然科学基金资助项目(39970112, 30470268); 陕西省重点资助项目(2001SM 01)

〔作者简介〕 赵学达(1977-), 男, 山东阳谷人, 在读硕士, 主要从事数学生态学研究。

〔通讯作者〕 刘光祖(1948-), 男, 陕西千阳人, 教授, 硕士生导师, 主要从事数学生态学研究。

捕食量将越接近 Pk , 天敌对食饵种群的控制能力将越小, 食饵种群将有爆发的可能。在食饵种群减少的情况下, 天敌的捕食量也将减少, 食饵种群密度低于 N_m 时, 天敌的捕食行为难以完成, 天敌将迁移。此时因为食饵仍具有数量 N_m , 所以食饵种群仍有恢复的能力。当 $N > N_m$ 时, 食饵种群密度的变化率为 $rN(1 - \frac{N}{K}) - \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d}$ 。如果食饵种群密度的变化率大于零, 说明食饵种群密度正处在上升阶段, 但由于食饵本身是密度制约的, 又存在天敌的胁迫, 这种上升趋势将减弱; 如果食饵种群密度的变化率小于零, 说明食饵种群密度处于下降阶段, 食饵的减少将减小天敌的捕食量, 这又给食饵种群提供了增长的空间; 如果食饵种群密度的变化率等于零, 即食饵的增长和天敌的捕食达到一种动态平衡时, 可以作如下讨论。

2 模型的突变分析

2.1 突变模型的构造与分析

当食饵种群的增长和天敌的捕食达到动态平衡时, 有

$$rN(1 - \frac{N}{K}) - \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d} = 0 \quad (2)$$

对式(2)整理得

$$-N^3 + (K + N_m - d)N^2 + \left[N_m K + dK - \frac{kKP}{r}\right]N + \frac{kKPN_m}{r} = 0 \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \text{令 } c_1 &= -(K + N_m - d), \\ c_2 &= -\left[N_m K + dK - \frac{kKP}{r}\right], \\ c_3 &= -\frac{kKPN_m}{r}, \end{aligned}$$

则式(3)整理得

$$N^3 + c_1 N^2 + c_2 N + c_3 = 0, \quad (4)$$

$$\text{令 } x = \left[N - \frac{c_1}{3}\right],$$

$$a = \frac{1}{3}(3c_2 - c_1^2),$$

$$b = \frac{1}{27}(2c_1^3 - 9c_1 c_2 + 27c_3),$$

式(4)可以化简为标准的尖角突变模型的平衡曲面方程。

其分歧点集是由 $\begin{cases} x^3 + ax + b = 0, \\ 3x^2 + a = 0, \end{cases}$ 消去 x 得到。分歧点集解为 $\frac{b^2}{4} + \frac{a^3}{27} = 0$ 。根据分歧点集可以对系统的

状态进行分析。

对于具体符合此模型的食饵模型, 由于上面的参数都可以计算出, 故容易计算 $\Delta = \frac{b^2}{4} + \frac{a^3}{27}$ 。这里 a, b 为由天敌因子和食饵种群的内禀增长率及其容纳量构成的复合控制变量, 复合控制变量 a, b 的数值决定了系统所处的状态, 判断准则如下:

(1) 若 $\Delta > 0$, 则平衡曲面方程只有 1 个实根, 说明系统只有一个平衡态。此时由控制因素决定系统的状态变量, 对应图 1 的 1 和 3 区域, 投影落在控制平面 a, c 区域的部分, 2 个区域分别为系统的稳定安全区和稳定爆发区。

(2) 若 $\Delta = 0$, 则平衡曲面方程有 3 个实根, 其中有 2 个相同的根。这是突变发生的临界点集, 由此可以计算出临界点集组成的 2 条曲线, 即尖角突变的分歧点集。此时系统的状态变量处在中叶曲面与上叶曲面和下叶曲面的交界处, 系统处于突变的边界, 此时系统对外界的微小扰动会做出突变响应。

(3) 若 $\Delta < 0$, 这时平衡曲面方程有 3 个不等的实根, 此时系统处于不稳定区域。系统处于潜在突变区域, 系统的状态变量投影落在控制平面的 b 区域。

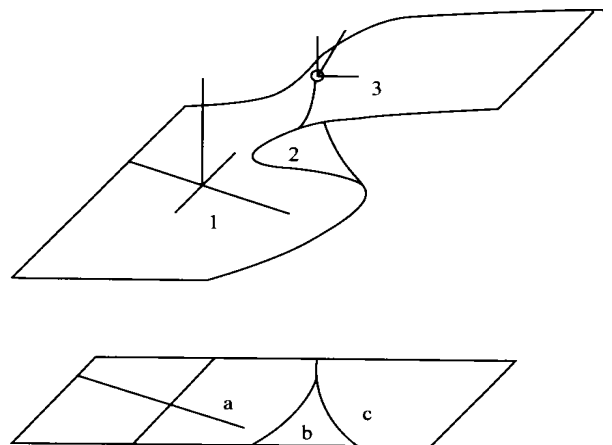


图 1 尖角突变模型示意图

Fig 1 Cusp catastrophe model

2.2 模型的解释

由 a, b 控制变量决定的种群初始密度若处于 1 区域时(且其在控制平面的投影为 a 区域), 昆虫种群处于稳定安全区, 种群密度将随控制因子变化而变化, 如果外界环境适合于食饵种群的生长, 由于天敌的控制具有一定的滞后效应, 食饵种群密度将增加。当增加到其在控制平面的投影落入 b 区时, 种群处于潜在的爆发区, 此时若不增加控制因子的控制效应, 食饵种群密度将产生剧变, 食饵种群密度将从

系统流形曲面的下叶跃迁到系统流形曲面的上叶, 到达稳定的爆发区域。对有害昆虫的防治而言, 要控制种群密度在稳定的安全区域内, 防止其跃迁为稳定危害的状态。虫害一旦稳定爆发, 将要耗费较多的天敌数量或人力、物力才能使种群密度降为安全区域以内, 这就是突变系统的滞后性。若食饵种群的初始密度处于 2 区域, 即系统流行曲面的中叶, 由于此位置对应于系统的不稳定状态, 系统将跃迁至系统流行曲面的下叶或者上叶。若初始食饵种群密度已经处于 3 区域, 且投影落至控制平面的 c 区域时, 此时食饵种群已经处于爆发状态, 单纯依靠自然界的控制因素不可能在短期内完成降低种群密度的目的, 此时需要使用农药或释放天敌的方法进行综合防治。

2.3 模型参数简化的一种情况

如果食饵种群在生存过程中一直处于天敌的胁迫下, 即使食饵种群密度很小也有天敌来捕食。在这种情况下, 天敌的捕食将有可能引起食饵种群的灭绝。上面(1)式模型中的保护性假设将不存在, 食饵种群动态模型中不存在 N_m 。模型变为

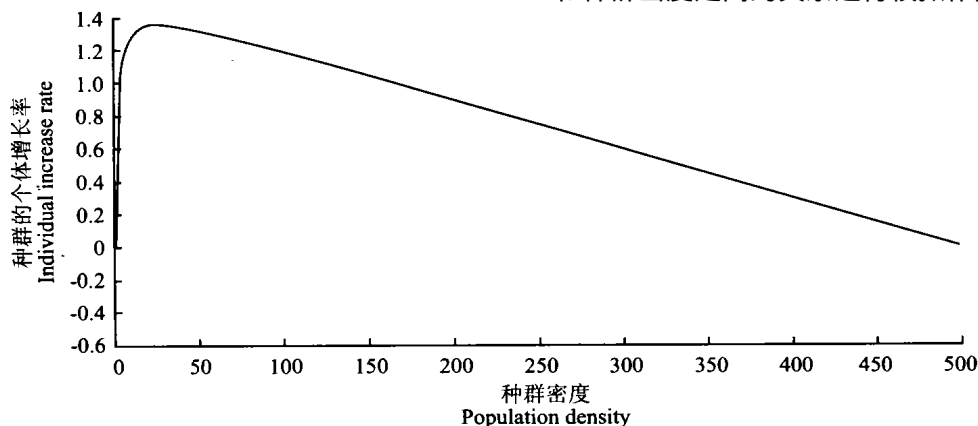


图2 种群的个体增长率与种群密度的关系

Fig 2 Relationship of individual increase rate and population density

由图2可知, 当种群密度较小时, 种群的个体增长率随种群密度的增加而增大; 当种群数量达到一定限值时, 种群的个体增长率呈减小趋势; 当种群达到其容纳量时, 种群的个体增长率降低到零。这与赵惠燕等^[6]和李典谟等^[4]的研究相符, 且图形与实际研究所作图形更相近。

3 结论与讨论

从构造的天敌胁迫下食饵种群的动态模型出发, 经推导得到反映食饵种群动态的尖角突变模型。

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{P k N}{N + d^0}$$

对于此系统食饵种群若处于平衡态, 则有

$$rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{P k N}{N + d} = 0$$

整理得

$$N^2 + (d - K)N + \left(\frac{kPK}{r} - Kd \right) = 0$$

令 $a = d - K$, $b = \left(\frac{kPK}{r} - Kd \right)$, 则得到

$$\begin{cases} N^2 + aN + b = 0, \\ \left(N + \frac{a}{2} \right)^2 + \left(b - \frac{a^2}{4} \right) = 0 \end{cases}$$

由此得到种群动态的折叠突变模型。对于此模型的解释见文献[4]和[6]。由于自然种群数量总是在平衡态附近变化, 所以食饵种群密度的变化率并不是总等于零, 对食饵种群动态模型

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{P k N}{N + d^0}$$

在天敌种群数量、天敌的捕食率、食饵种群的容纳量和内禀增长率一定的情况下, 对种群的个体增长率和种群密度之间的关系进行模拟作图, 结果见图2。

由于模型中各参数都有具体的生物学意义, 使得模型的解释合理。最后所得的标准突变模型中的复合控制变量 a, b 无需进行坐标变化, 便可判断系统所处的状态。如, 取种群的内禀增长率 $r = 23$, 容纳量为 500, 天敌的饱和捕食量为 300, N_m 为 50, 半饱和系数为 150, 经计算得 $\Delta < 0$, 可判断食饵种群处在潜在爆发区。由参数简化后得到的模型所得的种群个体增长率与种群密度的关系与以往研究比较更符合实际情况^[4, 6]。

由于突变理论在生态学中的应用尚处于起始阶

段, 本研究从理论上解决坐标变化的实用性, 尚需具体的试验数据支持。

[参考文献]

- [1] Thom R. 结构稳定性与形态发生学[M]. 成都: 四川教育出版社, 1991.
- [2] Thom R. 突变论: 思想和应用[M]. 周仲良, 译. 上海: 上海译文出版社, 1989.
- [3] 张 青. 突变理论在生态系统研究中的应用[J]. 北京林业大学学报, 1997, 19(4): 76- 81.
- [4] 李典谟, 丁岩钦, 蓝仲雄. 种群动态的突变模型[J]. 动物学集刊, 1981, (1): 140- 141.
- [5] 翟连荣, 李典谟. 突变理论在生态分析中的应用[J]. 系统工程, 1987, 5(3): 15- 19.
- [6] 赵惠燕, 汪世泽, 董应才. 应用突变论研究麦蚜生态系统的防治策略[J]. 科学通报, 1989, 34(22): 1745- 1749.
- [7] 赵惠燕. 麦蚜防治决策过程中尖角突变模型突变区域及突变指标的研究初报[J]. 系统工程, 1991, 9(6): 30- 35.
- [8] 赵惠燕, 陈少康, 汪世泽. 小麦黄矮病尖角突变模型及分析[J]. 西北农业学报, 1994, 3(4): 41- 45.
- [9] 陈尚文, 覃 良. 桉木虱种群突变模型的研究[J]. 广西科学, 1995, 2(2): 36- 38.
- [10] Holling C S. The functional response of predator to prey density and its role in micro and population regulation[J]. Mem Ent Soc Can, 1965, 45: 1- 60.

Catastrophe Analysis of A Predator Model with Prey

ZHAO Xue-da^a, ZHAO Hui-yan^b, LIU Guang-zu^a, ZHENG Li-fei^a, LI Jun^b

(a College of Life Sciences; b College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Prey population growth can be modeled with the Logistic function. When one prey item is added, we get a prey population growth model with predators introduced. Under the condition of the growth rate of prey equal to the prey rate, cusp catastrophe model is deduced. Catastrophe analysis method is used to interpret ecological catastrophe phenomena and judge the state of prey population by control variable without changing, thus the fold catastrophe model with predigest parameter is obtained.

Key words: catastrophe theory; cusp catastrophe model; population dynamic; fold catastrophe model