害虫种群动态模型的燕尾突变分析

魏雪莲,赵惠燕*,刘光祖,吴养会

(西北农林科技大学,陕西・杨凌 712100)

摘要:在农田生态系统中,以作物状况、气象因素及天敌分别为3种控制变量,以害虫种群数量动态为状态变量,建立了燕尾突 变模型,并用燕尾突变模型的性质分析害虫种群数量动态中产生的突变现象。具体对燕尾突变的分歧点集所分各个控制区域 的系统势函数形式和平衡点情况进行了分析,说明了害虫种群数量发生突变的条件和机理,为实际应用提供理论依据。同时利 用燕尾突变的性质直观描述了害虫种群数量变化中的突跳和滞后等现象。 关键词:种群动态;燕尾突变;分歧点集

文章编号:1000-0933(2009)10-5478-07 中图分类号:Q141,Q145,Q968 文献标识码:A

Analysis of pest population dynamic model using swallowtail catastrophe theory

WEI Xue-Lian, ZHAO Hui-Yan^{*}, LIU Guang-Zu, WU Yang-Hui Northwest A & F University, Yangling 712100, China Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10):5478 ~ 5484.

Abstract: In this paper, we build a swallowtail catastrophe dynamic model of the pest population in a farmland ecosystem, taking into account influential factors such as crop, climate and natural enemies. From this, we derive a standard swallowtail catastrophe model and analyze the catastrophic phenomena caused by the dynamic pest population. In particular, we make a concrete analysis of the swallowtail catastrophe pattern, studying the equilibrium points and system potential functions of each control space generated by the bifurcation set of the swallowtail catastrophe, to explain the conditions and mechanisms of quantity catastrophe in the pest population. We also describe phenomena such as pest population size eruption and dynamic lag using swallowtail catastrophe theory. The results in this paper provide a theoretical basis for practical applications.

Key Words: population dynamic; swallowtail catastrophe; bifurcation set

在农业生态系统中,害虫的发生、发展与变化受到多种因素的影响,如作物状况、气象条件、天敌、次要害 虫、害虫本身生物学特征以及人为因素等。随着这些因素的不断变化,害虫种群的数量不总是连续地发生变 化,有时会突然暴发或突然下降,这是害虫种群数量变化在环境条件下的突跳现象。害虫大暴发后,当控制因 素恢复到害虫数量发生突变时的状态时,害虫数量不会在该点很快下降到原来的水平,而是在控制因素发展 到更不利于害虫生长的状态时,种群数量才会突然降低,害虫数量在上升过程中产生突跳时的控制因素的状 态不同于在下降过程中发生突跳的控制因素的状态,这就是害虫种群数量变化的滞后性。由于害虫种群的这 些特点,可借助突变理论来对其进行分析。目前,已有不少学者^[1-10]运用突变理论中的折迭突变模型和尖点 突变模型来分析研究种群数量中的突变现象。由于折迭突变和尖点突变考虑的控制因素只有一个或两个,而 害虫种群数量往往在更多因素的综合作用下发生变化。本文考虑这些影响因素,在前人研究的基础上,针对 在天敌、气象环境及作物状况等因素综合作用下的害虫种群建立燕尾突变模型,并根据燕尾突变模型来分析

收稿日期:2008-06-30; 修订日期:2009-03-24

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470268)

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaohy@ public. xa. sn. cn

害虫种群数量的突变现象。

1 种群动态模型的建立

生态学中研究种群生长变化时大多用经典的 Logistic 模型来描述, Logistic 模型描述种群的个体增长率和 种群的密度成线性关系,这种模型形式相对比较简练,模型中各个参数也有明确的生物学意义。但实际研究 发现,密度对种群增长的制约效应是呈非线性的^[6,11]。所以本文采用二次曲线来描述密度对种群增长的制约 效应。同时由于种群在增长过程中还受到天敌的胁迫影响,因此在种群动态模型中加上天敌捕食胁迫项,对 捕食胁迫项的具体描述见文献^[10]。这样得到描述受天敌,气象环境因素及植被状况影响的害虫种群动态模 型如下:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left(1 - \frac{eN^2}{K}\right) - \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d} \tag{1}$$

其中 N 为害虫种群密度,r 为害虫种群的内禀增长率,t 为时间,e 为气象环境对害虫种群密度的影响因 子,K 为环境容纳量,可解释为害虫所取食植被的状况,P 为天敌种群密度,k 为天敌的捕食率,N_m 为捕食行 为可实现时害虫的最小量,为常数,即食饵量低于该值时,天敌因捕食行为难以实施而迁移,d 为天敌的饱和 捕食量,也为常数。r 为模型参数,其值与具体的害虫种群有关,Pk,e,K 为控制变量。

分析害虫种群平衡状态,当 $\frac{dN}{dt}$ =0时,即种群密度随时间的变化率为0时,此时害虫种群密度的增长和天敌的捕食达到一种动态平衡,即种群达到平衡状态。则有:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left(1 - \frac{eN^2}{K}\right) - \frac{Pk(N - N_m)}{(N - N_m) + d} = 0$$

进一步化简整理得

$$-\frac{re}{K}N^{4} - \frac{re(d-N_{m})}{K}N^{3} + rN^{2} + [r(d-N_{m}) - Pk]N + PkN_{m} = 0$$
(2)

2 种群动态模型的燕尾突变分析

2.1 燕尾突变模型的建立

已有研究^[8]表明:害虫种群数量动态往往具有突变性、滞后性、多态性等特征,而只要观察到害虫系统具 有两个以上突变指征时,就可以采用突变理论的方法来研究害虫种群数量动态模型^[12],对害虫种群动态模型 进行突变分析。

令
$$a_1 = -\frac{re}{K}, a_2 = \frac{re(d-N_m)}{K}, a_3 = r, a_4 = r(d-N_m) - Pk, a_5 = PkN_m, 则(2) 式化为:$$

 $a_1N^4 + a_2N^3 + a_3N^2 + a_4N + a_5 = 0$ (3)

作如下等式代换

$$x = N + \frac{a_2}{4a_1}$$

$$u = \frac{5}{3} \left[\frac{a_3}{a_1} - 6 \left(\frac{a_2}{4a_1} \right)^2 \right]$$

$$v = \frac{5}{2} \left[-\frac{a_2 a_3}{2a_1^2} + 8 \left(\frac{a_2}{4a_1} \right)^3 + \frac{a_4}{a_1} \right]$$

$$w = 5 \left[-\frac{a_2 a_4}{4a_1^2} - 3 \left(\frac{a_2}{4a_1} \right)^4 + \frac{a_5}{a_1} + \frac{a_3}{a_1} \left(\frac{a_2}{4a_1} \right)^2 \right]$$

结合(3)式可得标准的燕尾突变模型的平衡曲面方程 $V' = 5x^4 + 3ux^2 + 2vx + w = 0$ (4) 即害虫种群数量动态的突变形式为燕尾突变。

则势函数为:

$$V = x^{5} + ux^{3} + vx^{2} + wx$$
 (5)

http://www.ecologica.cn

 $V'' = 20x^3 + 6ux + 2v$

$$\begin{split} & \nexists \oplus , x = N + \frac{1}{4} (d - N_m) \\ & u = \frac{5}{3} \Big[-\frac{K}{e} - 6 \Big(\frac{d - N_m}{4} \Big)^2 \Big] \\ & v = \frac{5}{2} \Big[-\frac{1}{2} \frac{K(d - N_m)}{e} + 8 \Big(\frac{d - N_m}{4} \Big)^3 + \frac{KPk}{re} \Big] \\ & w = 5 \Big\{ -\frac{1}{4} (d - N_m) \Big[\frac{KPk}{re} - \frac{K(d - N_m)}{e} \Big] - 3 \Big(\frac{d - N_m}{4} \Big)^4 - \frac{KPkN_m}{re} - \frac{K}{e} \Big(\frac{d - N_m}{4} \Big)^4 \Big] \end{split}$$

由此可看出 u 为受 K, e(即植被状况和气象环境因素) 影响的综合控制变量, <math>v, w 为受 K, e 和 P(天敌因素)) 三者综合作用影响的控制变量。由于 N 大于 0, ff 以 x 必须大于 $\frac{1}{4}(d - N_m)$ 。由(4)式和(6)式消去 x 便可得到害虫种群燕尾突变分歧点集的方程,它为三维控制空间中的一个曲面,图形如图 1 所示^[13]。

2.2 对燕尾突变模型突变形式的讨论

由图1可看出害虫种群燕尾突变模型的分歧点集 为三维控制空间(u,v,w)中的一个空间曲面,而根据突 变理论,在分歧点集上的点是可能导致系统发生突变的 临界点,当控制变量 u,v,w 取不同值时,即当控制点 Q(u₀,v₀,w₀)的变化越过分歧点集时,系统就可能会产 生突变,这个点为突变发生临界点。

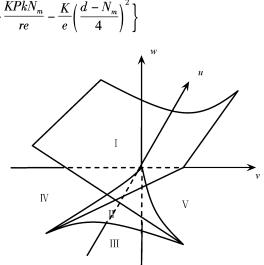


图 1 燕尾突变模型的分歧点集 Fig. 1 Bifurcation set of swallowtail catastrophe model

为了更加清楚地了解害虫种群燕尾突变的突变形式和机理,对3个控制变量分别取不同值进行讨论^[14]。 具体方法是保持3个控制变量中的一个取值不变,再讨论其它两个控制变量变化时,系统的状态如何变化。

(1)保持 *u* 为常数,讨论 *v*-*w* 平面。由图 1 可看出当 *u*≥0 和 *u* < 0 时,分歧点集的图形是不同的,所以对 这两种情况分别进行讨论。

当 u≥0 时, v-w 平面被分歧点集分为两个区域, 如图 2 所示。

两个区域的分界线由下式确定

 $\int v = -10x^3 - 3ux$

 $\int w = 15x^4 + 3ux^2$

由于区域的对称性,只考虑v=0时的情形即可,此时由平衡曲面有:

$$x^{2} = \frac{1}{10} \left[-3u \pm \sqrt{(9u^{2} - 20w)} \right] \qquad (u \ge 0)$$
(7)

当 w >0 时,方程无实数解,对应图中 I 区,平衡曲面无实数解,即对应势函数无奇点;当 w <0 时,对应 Ⅱ 区,平衡曲面有两个实数解,即对应势函数有两个奇点,一个为极大值点,一个为极小值点,其中极大值点为不稳定平衡点,极小值点为稳定平衡点。各区对应的势函数形式如图 2 所示。

当 u < 0 时, v-w 平面被方程组分成 3 个区域, 如图 3 所示。

由于区域的对称性,仅考虑v=0时的情形,此时由平衡曲面方程有

$$x^{2} = \frac{1}{10} \left[-3u + \sqrt{(9u^{2} - 20w)} \right] \qquad (u < 0)$$
(7)

式中,当v = 0时,由方程可得w = 0或 $w = \frac{9u^2}{20}$,此为燕尾突变截线和w轴的两个交点。

(6)

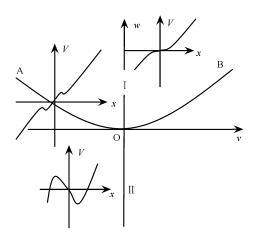


图 2 当 u 为常数($u \ge 0$)时的分歧点集截线及各区势函数形式 Fig. 2 Bifurcation section when u is constant($u \ge 0$) and potential function curve of each region

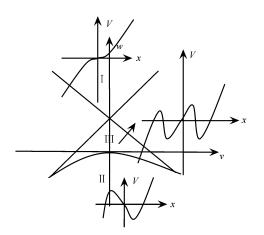


图 3 当 u 为常数(u < 0)时的分歧点集截线及各区势函数形式 Fig. 3 Bifurcation section when u is constant (u < 0) and potential function curve of each region

当 $w > \frac{9u^2}{20}$ 时,系统为图3中I区,此时方程(7)无实数解,即势函数无奇点;当 $0 < w < \frac{9u^2}{20}$ 时,系统为图3 中 III区,此时方程(7)有两正两负4个实数解,即势函数有4个奇点,两个极大值点,两个极小值点,分别对应 两个不稳定平衡点和两个稳定平衡点。不稳定点和稳定点相间排列。当w < 0时,系统为图3中II区,此时方 程(7)有正负两个实数解,即势函数有两个奇点,一个极大值点,一个极小值点,分别对应一个不稳定平衡点 和一个稳定平衡点。各区势函数形式如图3所示。

(2)对 u-w 平面的讨论,此时 v=0,此时方程(*)将平面分为3个区域,分歧点集截线如图4所示。

I区: $u > 0, w > 0 或 0 < 0, w > \frac{9u^2}{20}$,此时根据(7)知平衡曲面方程无实数解,即势函数无奇点。

Ⅱ 区:w < 0,此时平衡曲面方程有正负两个实数解,其中负解为不稳定奇点,正解为稳定奇点,势函数有两个奇点,一个极大值点和一个极小值点。

Ⅲ区:*u* <0,0 <*w* < 9*u*²/20,此时平衡曲面方程有两正两负4个实数解,即势函数有4个奇点,两个极大值点, 两个极小值点,分别对应两个不稳定平衡点和两个稳定平衡点。

右半轴:u > 0, w = 0,此时平衡曲面方程(7)变为 $x^2 = 0,$ 其为分歧点集上的点, 势函数在 x = 0 处为拐点, 无奇点。

OA 曲线: $u < 0, w = \frac{9u^2}{20}$,平衡曲面方程有正负两个实数解,且解在分歧点集上,势函数有正负两个拐点,没有奇点。

左半轴:u < 0, w = 0, 平衡曲面方程有3个实数解, 势函数有两个奇点和一个拐点。

各区及分歧点集的势函数形式如图4所示。

(3) w = 0 时,对 u-w 平面进行讨论。由图 5 可知分歧点集截线把平面分成 4 个区域,用同样方法讨论各 区及分歧点集的平衡曲面方程的解,得各区及分歧点集势函数形式如图 5 所示。

通过对不同控制平面上控制变量取不同值时,势函数及平衡点的变化,可知图1中的几个区域的势函数 和平衡点情况如下:

I 区势函数无奇点,即没有平衡点;

Ⅱ 区势函数有 4 个奇点,即有 4 个平衡点,其中 2 个稳定平衡点,2 个不稳定平衡点,不稳定和稳定平衡 点相间排列;

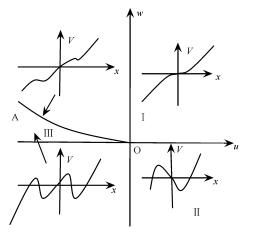


图 4 当 v = 0 时的分歧点集截线及各区势函数形式 Fig. 4 Bifurcation section when v = 0 and potential function curve of each region

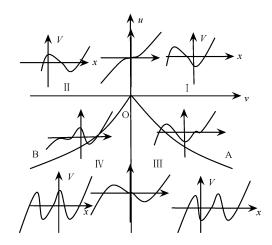


图 5 当 w = 0 时的分歧点集截线及各区势函数形式 Fig. 5 Bifurcation section when w = 0 and potential function curve of each region

通过对控制平面的详细分析,可得到系统势函数及其平衡点的动态变化,由它们的动态变化可知:

害虫种群系统的整个分歧点集曲面为突变可能发生区域,当3个控制变量确定的位置发生变化时,若位 置穿过了分歧点集所确定的曲面,系统可能会发生突变,也可能不会发生突变,取决于系统当时所处的平衡 点性质是否发生了变化,即平衡点是否由稳定点变成了拐点或消失了。由前面的分析可知,当控制变量(植 物营养状态、气象因素和天敌)所确定的点由图1中的Ⅳ、Ⅴ区变到I区,或由Ⅱ区变到I、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ区时,害 虫系统所在平衡点的稳定性将发生变化,要么消失要么变为拐点,系统会从该稳定平衡点跳到别的稳定平衡 点或干脆处于不稳定状态(如I区没有平衡点),则此时该系统就会发生突变;而若点从图1中I区变到Ⅱ、 Ⅳ、Ⅴ区或点从Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ区变到Ⅱ区时,该害虫系统不会发生突变。即控制点由稳定平衡点多的控制区域向 稳定平衡点少的控制区域变化,越过分歧点集时,系统所在稳定平衡点的性质会发生改变(消失或变成拐 点),从而使系统发生突变;反之,若从稳定平衡点少的区域向稳定平衡点多的区域变化,越过分歧点集时,系 统所在平衡点的稳定性不会改变,则系统也就不会发生突变。

2.3 燕尾突变模型的应用

在害虫种群系统的分析应用中,可根据实际调查获得的植物营养状况、气候因素资料和天敌数量变动等数据确定模型中各参数的值,进而确定3个综合控制变量 u,v,w 的值,根据这3个控制变量确定控制点在分歧点集的哪个区域,再根据控制变量随时间的变化,确定出控制点在分歧点集中如何变化,当其变化趋势为害虫系统发生灾害突变的趋势时,就要采取相应措施,改变相应控制变量,使其由潜在突变区域向安全区域发展,从而减小发生突变造成重大损失的可能性。例如若害虫种群系统处在V区(图1),此时若种群数量处于较低时,则要使控制变量的变化向Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ区发展或保持在原来区域,使系统的演变不会产生突变而导致害虫种群数量大暴发;若此时种群数量已处于大暴发时,则要使控制变量的变化向Ⅰ区发展,使系统的演变产生突变从而使害虫种群数量降到低水平。

2.4 燕尾突变的5个性质

由于燕尾突变的平衡曲面是四维超曲面,图形不能象尖点突变那样直接画出,对平衡曲面的研究只能通 过固定其中一个控制变量画出三维的平衡曲面图^[15]。固定 *u* 值,取 *u*≥0 和 *u* <0 时的情况,可得如图 6 和图 7 两个三维平衡曲面图形。

由图可看出当 *u*≥0 时,平衡曲面的突变类型为折迭型突变,而当 *u*<0 时,突变类型既有折迭又有尖点型 突变。下面用三维平衡曲面图来讨论燕尾突变具有的突跳、滞后、分散、双模态和不可达性。

Ⅲ、Ⅳ、V区势函数各有两个奇点,一个稳定平衡点,一个不稳定平衡点,不稳定和稳定平衡点相间排列。

(1)突跳性 由图7中可看出控制变量从A点变化到D点,当到达C点时,系统平衡状态就会发生突跳, 即由处在上方的稳定平衡曲面突跳到处在下方的稳定平衡曲面。若从M点按图中曲线变化到N点也会发生 突跳现象。而控制点若从E点按图中路线变化到F点,则系统平衡状态不会发生突跳,而是从上方曲面连续 稳定地变化到下方曲面。这可以解释说明害虫种群为什么在有的年份会突然大发生,而另一些年份则不会, 这主要是取决于当年影响虫害发生的控制因素如何变化。

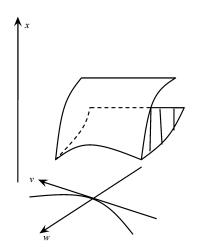


图 6 燕尾突变的平衡曲面及控制平面图(u > 0 为常数) Fig. 6 Response surface and control space of swallowtail catastrophe when u is constant(u > 0)

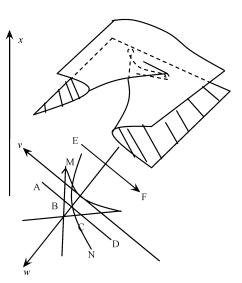


图 7 燕尾突变的平衡曲面及控制平面图(u < 0 为常数) Fig. 7 Response surface and control space of swallowtail catastrophe when u is constant(u < 0)

(2)滞后性 当控制变量所确定的点按原路线从 D 点变化到 A 点时,系统平衡状态不会在 C 点发生突跳,而是要继续变化直到 B 点才会发生突跳,B 点滞后于 C 点。如在害虫种群大暴发后,采取人为措施,释放 天敌或改变植被状态,尽管这些控制因素的状态都达到了害虫发生突然暴发时的水平,但害虫数量仍难以很 快下降到危害水平以下,只有当这些控制因素继续变得更加不利于害虫种群发展时,数量才会下降,这就是控 制因素影响的滞后性。

(3)不可达性 平衡曲面中的画斜线部分为不稳定区,对应系统的不稳定平衡点,此区域为系统的不可 达区域。害虫种群数量在从稳定安全数量向灾害数量暴发时,往往不经过中间状态,中间状态就是不可达的。

(4) 发散性 若两个控制点在燕尾截线的尖点邻域(如图7所示),以同样的变化方式变化控制点,则系 统平衡状态会分别按图中实曲线和虚曲线路径到达不同的平衡曲面,此为发散性。

(5) 双模态性 在燕尾截线所围封闭区域(或见图 3 中的 Ⅲ区)内,系统对应两个稳定平衡状态,即系统 在此时所处平衡点可以在上方曲面也可以在下方曲面,具体在哪个曲面视具体情况而定。

3 结论与讨论

目前在种群生态学研究领域,用尖点突变模型来分析种群数量动态的研究较多,而用燕尾突变模型来分 析种群数量突变现象的研究几乎没有。本文根据所建立的害虫种群在天敌捕食作用下的种群增长模型推导 出标准的燕尾突变模型,并用燕尾突变模型来分析害虫种群数量动态变化中的突变现象。具体分析了燕尾突 变的突变形式,并利用燕尾突变的三维平衡曲面图直观描述了种群数量动态变化中的突跳、滞后等现象。同 时根据文中对燕尾突变性质的分析结果对燕尾突变模型在实际中怎样应用进行了描述和说明,为实际应用中 病虫害的防治提供了一种思路和方法。

本文所建模型较复杂,所含参数较多,且大多为隐函数,参数的求解需要大量的篇幅;控制变量在实际应 用时还需进一步的量化和分析。

References:

- [1] Casti J. Catastrophes control and the inevitability of spruce budworm outbreaks. Ecological Modelling, 1982, 14:293-300.
- [2] Loehle C. Optimal stocking for semi-desert range: a catastrophe theory model. Ecological Modelling, 1985,27:285-297.
- [3] Lan Z X, Ma S J. System ecological basis of combining reconstruction with control on eradicating locust calamity. Acta Ecologica Sinica, 1981,1 (1):30-35.
- [4] Zhai L R, Li D M, Lan Z X. Application of catastrophe theory in ecosystem analysis. Systems Engineering, 1987, 5(3): 15-19.
- 5] Wang H B, Jin S. Application of catastrophe theory in interspecies ecology. Journal of Ecology, 1988, 7(3), 41-45.
- [6] Zhao H Y, Wang S Z. Catastrophe Analysis of strategy of wheat aphids control. Chinese Science Bulletin, 1989, 34(22): 1745-1749.
- [7] Zhao H Y. Study on the cusp catastrophe model, sudden change region and controlling target during strategy of wheat aphids control. Systems Engineering, 1991, 9(6): 30-35.
- [8] Zhao H Y, Wang S Z, Yue M Y. Cusp mutation model of cotton seedling aphids and its analysis. Chinese Journal of Ecology, 1993, 12(1):62-66.
- [9] Zhang Q. A review of catastrophe theory in system ecology. Journal of Beijing Forestry University, 1997, 19(4):76-81.
- [10] Zhao X D, Zhao H Y, Liu G Z. Catastrophe analysis of a predator model with prey. Jour. of Northwest Sci-tech Univ. of Agri. and For. (Nat. Sci. ed.), 2005, 33(4):65-68.
- [11] Hong W, Wu C Z, Yan S J. Modification of population growth model. Chin J Appl Environ Bio, 2004, 10(1):023-026.
- [12] Ling F H. The theory and application of catastrophe theory. Shanghai: Shanghai Jiaotong University Press, 1987. 123-125.
- [13] Saunders, P. T. An introduction to Catastrophe Theory. Shanghai Literature of Science and Technology Press, 1983. 51.
- [14] Jiang L, YU L Y. The application of primary catastrophe theory to social science. Systems Engineering-Theory & Practice, 2002, 10:113-117.
- [15] Stephen J. Guastello, Non-linear dynamics and leadership emergence. The Leadership Quarterly, 2007, 18(4): 357-369.

参考文献:

- [3] 兰仲雄,马世骏.改治结合根除蝗害的系统生态学基础.生态学报,1981,1(1):30~35.
- [4] 翟连荣,李典谟,蓝仲雄.突变理论在生态系统分析中的应用.系统工程,1987,5(3):15~19.
- [5] 王海波,金沙.突变理论在种间生态学中的应用.生态学杂志,1988,7(3):41~45.
- [6] 赵惠燕,汪世泽.应用突变论研究麦蚜生态系统的防治策略.科学通报,1989,34(22):1745~1749.
- [7] 赵惠燕.麦蚜防治决策过程中的尖角突变模型、突变区域及防治指标的研究初探.系统工程,1991,9(6):30~35.
- [8] 赵惠燕,汪世泽,岳妙云.棉花苗蚜尖角突变模型及其分析. 生态学杂志,1993,12(1):62~66.
- [9] 张青. 突变模型在生态系统研究中的应用. 北京林业大学学报,1997,19(4):76~81.
- [10] 赵学达,赵惠燕,刘光祖,等.天敌胁迫下食饵种群动态模型的突变分析.西北农林科技大学学报(自然科学版),2005,33(4):65~68.
- [11] 洪伟,吴承祯,闫淑君.对种群增长模型的改进.应用与环境生物学报,2004,10(1):023~026.
- [12] 凌复华. 突变理论及其应用. 上海:上海交通大学出版社, 1987. 123~125.
- [13] 桑博德.突变理论入门(凌复华译).上海:上海科学技术文献出版社,1983.51.
- [14] 姜路,于连宇.初等突变理论在社会科学中的应用.系统工程理论与实践,2002,10:113~117.