

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

# 生态学报

## Acta Ecologica Sinica



第32卷 第6期 Vol.32 No.6 2012

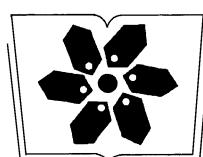
中国生态学学会

中国科学院生态环境研究中心

科学出版社

主办

出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第32卷 第6期 2012年3月 (半月刊)

## 目 次

高原草被退化程度的遥感定量监测——以甘肃省玛曲县为例.....	周坚华,魏怀东,陈芳,等(1663)
基于着生藻类的太子河流域水生态系统健康评价.....	殷旭旺,渠晓东,李庆南,等(1677)
哀牢山常绿阔叶林水源涵养功能及其在应对西南干旱中的作用.....	杞金华,章永江,张一平,等(1692)
青岛沿岸水体原生生物群落与水质状况的关系.....	杨金鹏,姜勇,胡晓钟(1703)
增温对青藏高原高寒草甸生态系统固碳通量影响的模拟研究.....	亓伟伟,牛海山,汪诗平,等(1713)
三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征.....	揭胜麟,樊大勇,谢宗强,等(1723)
三峡库区澎溪河鱼类时空分布特征的水声学研究.....	任玉芹,陈大庆,刘绍平,等(1734)
强壮前沟藻化感物质分析.....	冀晓青,韩笑天,杨佰娟,等(1745)
饥饿对中间球海胆MYP基因转录表达的影响.....	秦艳杰,孙博林,李霞,等(1755)
贺兰山牦牛冬春季的生境选择.....	赵宠南,苏云,刘振生,等(1762)
利用元胞自动机研究一类捕食食饵模型中的斑块扩散现象.....	杨立,李维德(1773)
转Cry1Ab和Cry1Ac融合基因型抗虫水稻对田间二化螟和大螟种群发生动态的影响.....	李志毅,隋贺,徐艳博,等(1783)
光谱和光强度对西花蓟马雌虫趋光行为的影响.....	范凡,任红敏,吕利华,等(1790)
荧光素对舞毒蛾核型多角体病毒不同地理品系的增效与光保护作用.....	王树娟,段立清,李海平,等(1796)
不同利用强度下绿洲农田土壤微量元素有效含量特征.....	李海峰,曾凡江,桂东伟,等(1803)
稻田温室气体排放与土壤微生物菌群的多元回归分析.....	秦晓波,李玉娥,石生伟,等(1811)
黄土高原典型区域土壤腐殖酸组分剖面分布特征.....	党亚爱,李世清,王国栋(1820)
紫色土菜地生态系统土壤N <sub>2</sub> O排放及其主要影响因素.....	于亚军,王小国,朱波(1830)
中国亚热带典型天然次生林土壤微生物碳源代谢功能影响因素.....	王芸,欧阳志云,郑华,等(1839)
基于K-均值算法模型的区域土壤数值化分类及预测制图.....	刘鹏飞,宋轩,刘晓冰,等(1846)
淹水条件下秸秆还田的面源污染物释放特征.....	杨志敏,陈玉成,张贊,等(1854)
推迟拔节水对小麦氮素积累与分配和硝态氮运移的影响.....	王红光,于振文,张永丽,等(1861)
江苏省冬小麦湿渍害的风险区划.....	吴洪颜,高苹,徐为根,等(1871)
草原植物根系起始吸水层深度测定方法及其在不同群落状态下的表现.....	郭宇然,王炜,梁存柱,等(1880)
亚热带6种树种细根序级结构和形态特征.....	熊德成,黄锦学,杨智杰,等(1888)
高寒草原植物群落种间关系的数量分析.....	房飞,胡玉昆,张伟,等(1898)
菊花近缘种属植物幼苗耐阴特性分析及其评价指标的确定.....	孙艳,高海顺,管志勇,等(1908)
南方菟丝子寄生对喜旱莲子草生长及群落多样性的影响.....	王如魁,管铭,李永慧,等(1917)
基于cDNA克隆的亚热带阔叶林和针叶林生态系统担子菌漆酶基因多样性及其群落结构研究.....	陈香碧,苏以荣,何寻阳,等(1924)
细柄阿丁枫和米槠细根寿命影响因素.....	黄锦学,凌华,杨智杰,等(1932)
基于TM遥感影像的森林资源线性规划与优化配置研究.....	董斌,陈立平,王萍,等(1943)
基于CFD的城市绿地空间格局热环境效应分析.....	刘艳红,郭晋平,魏清顺(1951)
专论与综述	
生态补偿效率研究综述.....	赵雪雁(1960)
研究简报	
黄河三角洲石油生产对东营湿地底栖动物群落结构和水质生物评价的影响.....	陈凯,肖能文,王备新,等(1970)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 316 \* zh \* P \* ¥ 70.00 \* 1510 \* 34 \* 2012-03



封面图说:植物生命演进石——这不是一块普通的火山岩,而是一块集中展示植物“原生演替”过程最有价值的石头。火山熔岩冷却后的玄武岩是无生命无土壤的真正“裸石”,风力使地衣的孢子传入,在一定温湿度环境下,开始出现了壳状地衣,壳状地衣尸体混合了自然风化的岩石碎屑提供的条件使叶状、枝状地衣能够侵入,接着苔藓侵入,是它们启动了土壤的形成,保持了土壤的湿度,并使营养物质反复循环。于是蕨类定居,草丛长了起来,小灌木出现,直到树木生长,最终形成森林。

彩图提供:陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201102280243

杨立, 李维德. 利用元胞自动机研究一类捕食食饵模型中的斑块扩散现象. 生态学报, 2012, 32(6): 1773-1782.

Yang L, Li W D. Using cellular automata to study patchy spread in a predator-prey system. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(6): 1773-1782.

# 利用元胞自动机研究一类捕食食饵模型中的斑块扩散现象

杨立\*, 李维德

(兰州大学数学与统计学院, 兰州 730000)

**摘要:** 利用概率元胞自动机模型对空间隐式的、食饵具 Allee 效应的一类捕食食饵模型进行模拟, 发现随着相关参数的变化, 种群的空间扩散前沿由连续的扩散波逐渐转变为一种相互隔离的斑块向外扩散, 这种斑块扩散现象与以往的扩散模式有所不同。研究结果表明:(1)在斑块扩散的情况下, 相关参数的微小变化会导致种群灭绝或者形成连续的扩散波, 即斑块扩散发生在种群趋于灭绝和连续扩散之间;(2)当种群的空间扩散方式为斑块扩散时, 种群的扩散速度会变慢, 与其他扩散方式下的速度有着明显的区别。该研究结果对生物入侵控制和外来物种监测有重要的启发和指导作用。

**关键词:** 元胞自动机; Allee 效应; 斑块扩散; 捕食食饵系统

## Using cellular automata to study patchy spread in a predator-prey system

YANG Li\*, LI Weide

School of Mathematics and Statistics, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** The study of basic mechanisms and patterns underlying species spread in space are of central importance in the theory of biological invasions. Homogeneous environments frequently allow the establishment of classic reaction-diffusion models that show invasive species spreading at a linear rate and on continuous circular population fronts. However, there is growing evidence that in some cases invasion can take place via the formation, interaction and propagation of non-continuous patches of high species density that are separated by regions of nearly zero density. This type of spread is called ‘patchy spread’ or ‘patchy invasion’. It was shown by Petrovskii et al. that patchy spread can arise in deterministic reaction-diffusion models such as predator-prey systems with the Allee effect and multi-species systems. In this paper, a discrete probability cellular automata model (a discrete model widely used in mathematics, physics, complexity science and theoretical biology) is established to investigate the spreading patterns of a spatially implicit predator-prey system with the Allee effect in prey that exhibit patchy spread. We address the following questions: (1) Under what circumstances can patchy spread be observed? (2) Are there essential differences in spread speed under different spread patterns?

Extensive simulations were used to study parameter conditions under which patchy spread can be found, and the differences between different spreading regimes. We found that under patchy spread conditions, slight variations of parameters were sufficient to destroy this regime and either restore the propagation of continuous fronts or drive the species to extinction. Thus, patchy spread can be qualified as an invasion at the edge of extinction. In this paper, predator mortality was chosen as a control factor and all other parameters treated as fixed. When predator mortality was large, prey were not fully controlled by predators, continuous circular waves were formed, and prey densities were distributed homogeneously

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40930533); 国家科技支撑计划资助项目(2009BAC53B03)

收稿日期: 2011-02-28; 修订日期: 2011-08-01

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weideli@lzu.edu.cn

behind the wave front. A reduction in predator mortality resulted in a pulse of expanding circular fronts. Further decreases in predator mortality led to increasing break-ups of the inside of the spread wave and inhibited the formation of continuous circular waves, ultimately resulting in the complete break-up of continuous spread waves and the establishment of a patchy spread pattern. The transition from a continuous front propagation pattern to a patchy spread pattern was characterized by a remarkable drop in invasion speed.

Our results provide a theoretical basis for biological invasion control and exotic species monitoring and suggest the consideration of an exotic species management and control strategy based on the deliberate introduction of a specialist predator. While an exotic species is distributed in a patchy pattern at high densities, it poses the risk of an outbreak in the absence of natural enemies or environmental restrictions. The intensity of population management measures should be increased when an invasive species enters a patchy spread pattern until effective biological control with the aim of extermination can be put into practice.

**Key Words:** cellular automata; Allee effect; patchy spread; predator-prey system

生物入侵被视为造成生物多样性丧失的最重要的原因之一,随着全球经济一体化过程的深入,生物入侵的危害越来越严重,对生态、环境、经济都产生了一定的影响<sup>[1-2]</sup>。

对生物入侵的研究,产生了多种入侵种管理和控制方法,生物控制方法是其中之一。生物控制方法利用引入自然天敌、生物控制媒介来减轻或控制入侵种造成的危害<sup>[3-4]</sup>。在实际应用中,一种相对容易控制的生物控制方法就是引入特化型捕食者,实践说明捕食强度的增加会减小入侵种入侵速率,甚至会导致入侵种灭绝<sup>[5-6]</sup>。

对物种在空间扩散的基本机制和斑图的研究在生物入侵理论中是非常重要的,主要包括其扩散方式和扩散速率<sup>[7-8]</sup>。经典的反应扩散模型是建立在均质的环境中,预测入侵种以线性速率扩散,有着连续的扩散前沿<sup>[7-9]</sup>,但在实际观测领域中,有越来越多的证据说明一些情况下,入侵种会以不连续的、高密度的斑块形式向前扩散,即扩散半径逐渐增加,但扩散前沿是不连续的,这种扩散方式称之为“斑块扩散”或“斑块入侵”<sup>[10-12]</sup>。

Petrovskii 与 Malchow 等人最早建立了均质的,连续的反应扩散模型,利用有限差分数值方法首次在理论研究中发现了“斑块扩散”现象,并在两种群和多种群模型中也发现了这种现象,说明了当种群临近于灭绝的边缘时,更容易产生斑块入侵的斑图<sup>[13-16]</sup>。

元胞自动机模型(Cellular Automata, CA)是由 Ulam 和 Von Neumann 在 20 世纪 50 年代提出的一种灵活的数学工具,通过制定一些简单的局部规则来模拟复杂系统,非常适用于复杂系统时空演化过程的模拟,已经被广泛地应用到各个领域。在生态学方面,CA 可以用来模拟流行病的扩散、物种进化、竞争捕食等各个方面<sup>[17-24]</sup>。

本文建立了一类离散的元胞自动机模型,即概率转换模型(Probability transition model)<sup>[25-27]</sup>,对食饵具有 Allee 效应的捕食食饵系统进行空间模拟,得到了斑块入侵的斑图,说明了斑块入侵出现的可能情况,研究了不同扩散形式下的入侵速率的差异。其中捕食者可以解释为一类特化型捕食者,食饵为入侵种,得到了和 Petrovskii 与 Malchow 等文章中类似的结论<sup>[14-16]</sup>。

## 1 数学模型

### 1.1 空间隐式模型

考虑二维捕食食饵模型<sup>[28]</sup>

$$\begin{cases} \frac{dN}{dT} = F(N) - f(N)P \\ \frac{dP}{dT} = k_2f(N)P - mP \end{cases} \quad (1)$$

式中,  $N = N(T)$ ,  $P = P(T)$  分别是食饵和捕食者在  $T$  时刻的种群密度。 $F(N) = rN(K - N)(N - N_0)$  为食饵的增长函数,  $r$  为内禀增长率,  $K$  为食饵的环境容纳量,  $N_0$  为 Allee 效应的强度, 故食饵在低密度  $0 < N(T) < N_0$  时, 增长率为负值。 $f(N) = k_1 \frac{N}{N + \mu}$  为捕食者的功能反应函数,  $k_1$  为最大捕食率,  $\mu$  为半饱和常数。 $k_2$  为捕食者对食饵的转化率,  $m$  为捕食者的死亡率。

为了方便, 引入以下无量纲变量  $\hat{N} = N/K$ ,  $\hat{P} = \frac{P}{k_2 K}$ ,  $t = aT$ ,  $a = k_1 k_2 K / \mu$ , 则模型(1)转化为:

$$\begin{cases} \frac{d\hat{N}}{dt} = \gamma \hat{N}(1 - \hat{N})(\hat{N} - b) - \frac{\hat{N}\hat{P}}{1 + \alpha\hat{N}} \\ \frac{d\hat{P}}{dt} = \frac{\hat{N}\hat{P}}{1 + \alpha\hat{N}} - \delta\hat{P} \end{cases} \quad (2)$$

式中,  $\alpha = K/\mu$ ,  $\delta = m/a$ ,  $\gamma = rK/a$ ,  $b = N_0/K$ 。为了方便, 将上述模型(2)中字母的标识符去掉, 得到如下的简化模型:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \gamma N(1 - N)(N - b) - \frac{NP}{1 + \alpha N} \\ \frac{dP}{dt} = \frac{NP}{1 + \alpha N} - \delta P \end{cases} \quad (3)$$

为使模型(3)有意义, 假定  $\alpha, \delta, \gamma, N, P$  均为正值, 且  $0 < b < 1$ 。可以对模型(3)的平衡态和稳定性进行分析, 考虑到其生态学意义, 只研究在第一象限和坐标轴上的平衡点及其稳定性。

系统(3)在第一象限和坐标轴上的平衡点有  $(0,0)$ ,  $(b,0)$ ,  $(1,0)$  和共存平衡点  $(N^*, P^*) = (\frac{\delta}{1 - \alpha\delta}, g(N^*))$ , 其中  $g(x) = \gamma(1 - x)(x - b)(\alpha x + 1)$ 。经过动力系统分析, 可以得到:(1)灭绝平衡点  $(0,0)$  是渐进稳定的;(2)当  $\delta < \frac{b}{1 + \alpha b}$  时,  $(b,0)$  为不稳定节点, 否则为鞍点;(3)当  $\delta > \frac{1}{1 + \alpha}$  时, 捕食者灭绝的平衡点  $(1,0)$  是渐进稳定的, 否则为鞍点;(4)共存平衡点的分析比较复杂, 但还是可以得到其渐进稳定的一个必要条件为  $\frac{b}{1 + \alpha b} < \delta < \frac{1}{\alpha + 1}$ 。

## 1.2 空间显式模型

虽然微分方程(3)可以用微分方程的稳定性理论来分析, 但这一方法忽略了种群在局部的扩散作用。事实证明, 种群中个体的作用只与其周围的个体相关<sup>[29]</sup>, 因此有必要考虑空间显式模型。这里考虑二维均质格子上的概率元胞自动机模型, 采用 Moore 邻居、同步更新和周期边界<sup>[20-22, 24-27]</sup>。采用周期边界是为了消除边界效应<sup>[30]</sup>。

在概率转换模型<sup>[25-27]</sup>(Probability Transition Models, PTM)的框架下, 有以下的离散化方法:

$$\begin{cases} N(t+1, x, y) = N(t, x, y) + \gamma \sum_z N(z) (1 - N(t, x, y) - P(t, x, y)) (\frac{\sum z N(z)}{z} - b) - \frac{N(t, x, y)}{1 + \alpha N(t, x, y)} \sum_z P(z) \\ P(t+1, x, y) = \frac{N(t, x, y)}{1 + \alpha N(t, x, y)} \sum_z P(z) + (1 - \delta) P(t, x, y) \end{cases} \quad (4)$$

这里的  $N(t, x, y)$ ,  $P(t, x, y)$  分别表示位置  $(x, y)$  上  $t$  时刻食饵和捕食者存在的概率。 $z$  为邻居个数, 文中  $z = 8$ ,  $\sum z N(z)$  表示  $N(t, x, y)$  位置的邻居中存在种群的概率, 即  $\sum z N(t, x, y) = \sum_{i=x-1}^{x+1} \sum_{j=y-1}^{y+1} N(t, i, j)$ ,  $\sum z P(z)$  表示同样的含义。

模型(4)是一组加入空间的差分方程,  $N(t+1)=N(t)$ ,  $P(t+1)=P(t)$ , 对任意的  $(x,y)$  都成立可以得到平衡态时的种群密度。根据模型(3)的稳定性分析结果来选取模型(4)的参数范围。从下文中的模拟结果可以看到, 在物种的扩散前沿连续且扩散区域内部为均匀分布时(图1), 其平衡点才可以用模型(3)的结果来估计。

## 2 模拟结果与分析

计算机模拟在  $200 \times 200$  的格子区域中进行, 采用摩尔邻居、同步更新、周期边界。对模型(4)的模拟需要初始条件, 文中模拟的初始条件采用在区域中心的  $16 \times 16$  的小区域中让食饵和捕食者按比例随机占据的方法。主要考虑物种扩散时形成的空间斑图, 选择了较大的初始区域, 保证研究的物种可以成功入侵。

模型(4)中的参数较多, 对所有参数都进行研究过于复杂, 选取了捕食者的死亡率  $\delta$  作为控制因子, 研究当  $\delta$  变化时, 捕食者和食饵种群的空间结构变化。选取捕食者的死亡率作为控制因子, 从生物控制的角度来说也是合适的, 通过控制捕食者的释放量和收获量来调整捕食者的死亡率。

对于模型(4)的参数  $\delta$ 、 $\gamma$ 、 $\alpha$ 、 $b$ , 作者通过大量的模拟已经验证, 在参数  $\gamma$ 、 $\alpha$ 、 $b$  合理且给定时,  $\delta$  的变化会导致种群的空间构型经历相似的斑图, 文中仅用一组参数来说明这种现象。主要关注共存平衡点附近的两物种空间斑图, 故当参数  $\gamma$ 、 $\alpha$ 、 $b$  给定时,  $\delta$  只在  $(\frac{b}{1+ab}, \frac{1}{\alpha+1})$  内变化。文中食饵和捕食者初始占据比例分别为 0.65、0.2, 作者通过大量的模拟验证了在同一组参数  $\gamma$ 、 $\alpha$ 、 $b$  下, 初始占据比例的选择不会影响空间斑图的变化, 这也可以由对模型(3)的平衡点稳定性分析或者元胞自动机的稳定性来保证<sup>[31]</sup>。以下图中的

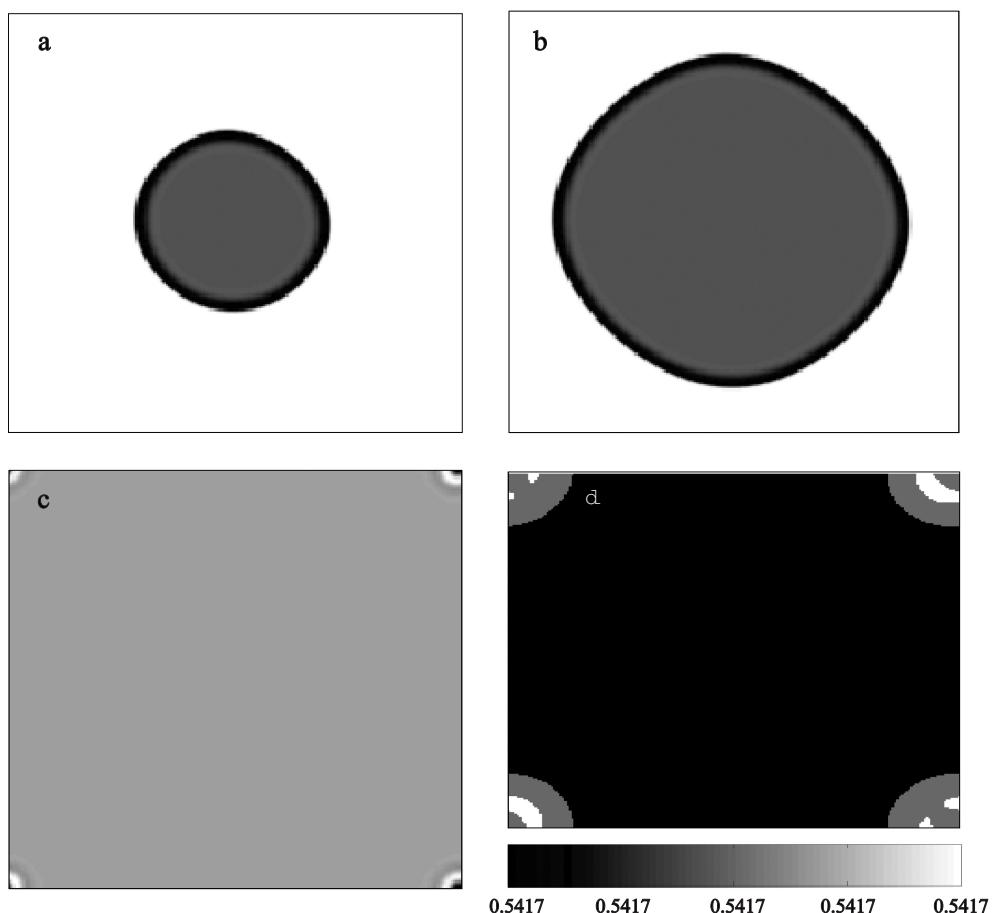


图1  $\delta = 0.26$  时, 不同时间下的食饵密度

Fig. 1 Prey density under different time when  $\delta = 0.26$

(a)  $t=300$ , (b)  $t=600$ , (c)  $t=1200$ , (d)  $t=1800$ ; 空间大小:  $200 \times 200$ ; 其他参数:  $\gamma = 0.7$ ,  $\alpha = 2$ ,  $b = 0.012$

密度表示无量纲条件下的食饵和捕食者密度,由于捕食者和食饵的空间模式很相似,只展示食饵种群的空间模式。

通过模拟,得到3种性质不同的扩散模式:(1)扩散前沿是连续完整的扩散波,前沿区域内部的种群是均匀分布的。此时的种群平衡密度可以用隐式情况下的共存平衡点来描述。(2)扩散前沿和内部均为连续的扩散波,相邻扩散波之间存在种群的灭绝地带。(3)斑块扩散。种群的扩散前沿和内部均不再连续,而是以独立的斑块形式扩散,每个斑块中的种群密度很大,且相邻斑块间存在种群灭绝带。

固定 $\gamma=0.7$ 、 $\alpha=2$ 、 $b=0.012$ ,对 $\delta$ 进行变化,展示食饵种群的空间构型变换情况。当捕食者的死亡率较大时, $\delta=0.26$ ,食饵的空间扩散前沿为规则的连续扩散波。食饵的扩散波前沿过后,区域内部的食饵密度呈均匀分布,最终的平衡态也是一种均匀分布,这种斑图即为传统的模型得到的空间情况。图1为这种情形下不同时间下食饵种群的空间密度,其中横轴和纵轴表示研究区域的空间坐标。其他图中也有相同的表示。在文中的同一幅空间密度图中,颜色越深,表示物种存在的密度越大,在物种没有扩散到全区域之前,白色表示无物种存在。此时的平衡态密度可以由模型(3)中的分析结果来计算,如食饵的平衡密度 $N^* = \frac{\delta}{1 - \alpha\delta} =$

$$\frac{0.26}{1 - 2 \times 0.26} = 0.5417,$$

如图1(d)所示。

减小捕食者的死亡率, $\delta=0.20$ 时(图2),食饵的空间扩散则会呈现多层次的连续扩散前沿,时而还会出现旋转,追逐式的扩散。即食饵繁殖过后,捕食者会在其后进行捕食,相邻扩散波间的食饵灭绝带则是由于过

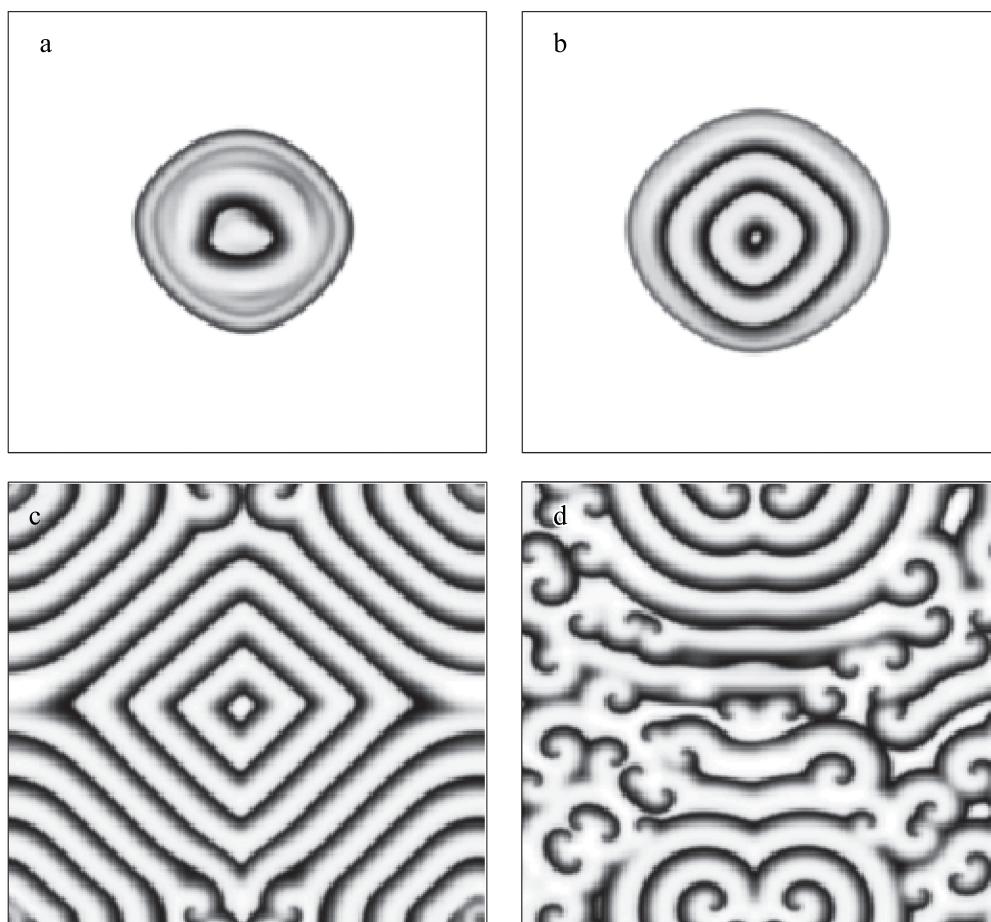


图2  $\delta = 0.20$ 时,不同时间下的食饵密度

Fig. 2 Prey density under different time when  $\delta = 0.20$

(a) $t=300$ , (b) $t=600$ , (c) $t=1800$ , (d) $t=4800$ ; 空间大小:  $200 \times 200$ ; 其他参数:  $\gamma = 0.7$ ,  $\alpha = 2$ ,  $b = 0.012$

度捕食造成的。

继续减小 $\delta$ ,食饵空间构图中连续扩散波会从内部首先断裂,呈现斑块式,混乱的扩散,随着 $\delta$ 的进一步减小,扩散前沿内部的破碎区域变得会更大,如图3为 $\delta=0.16$ 时的食饵空间斑图。当时间足够长时,区域内的扩散波会全部破碎。

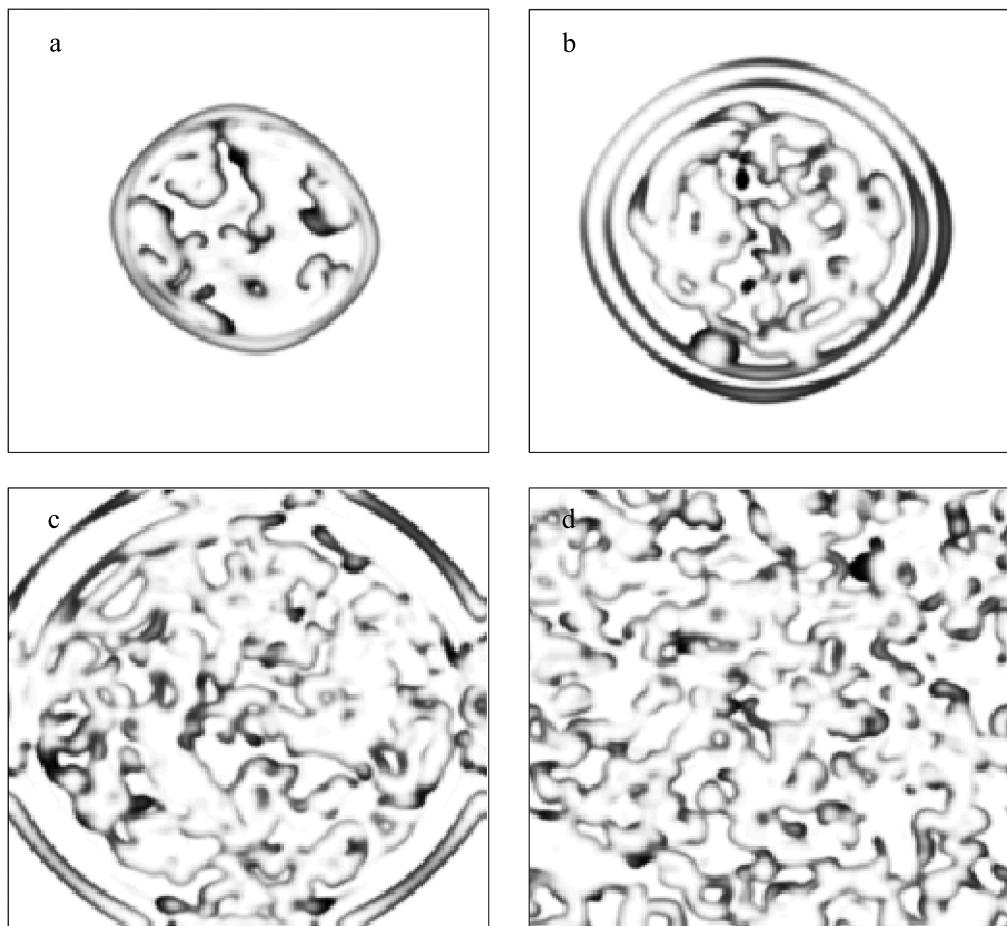


图3  $\delta=0.16$ 时,不同时间下的食饵密度

Fig. 3 Prey density under different time when  $\delta=0.16$

(a) $t=600$ , (b) $t=1200$ , (c) $t=1800$ , (d) $t=4800$ ; 空间大小:  $200 \times 200$ ; 其他参数:  $\gamma=0.7$ ,  $\alpha=2$ ,  $b=0.012$

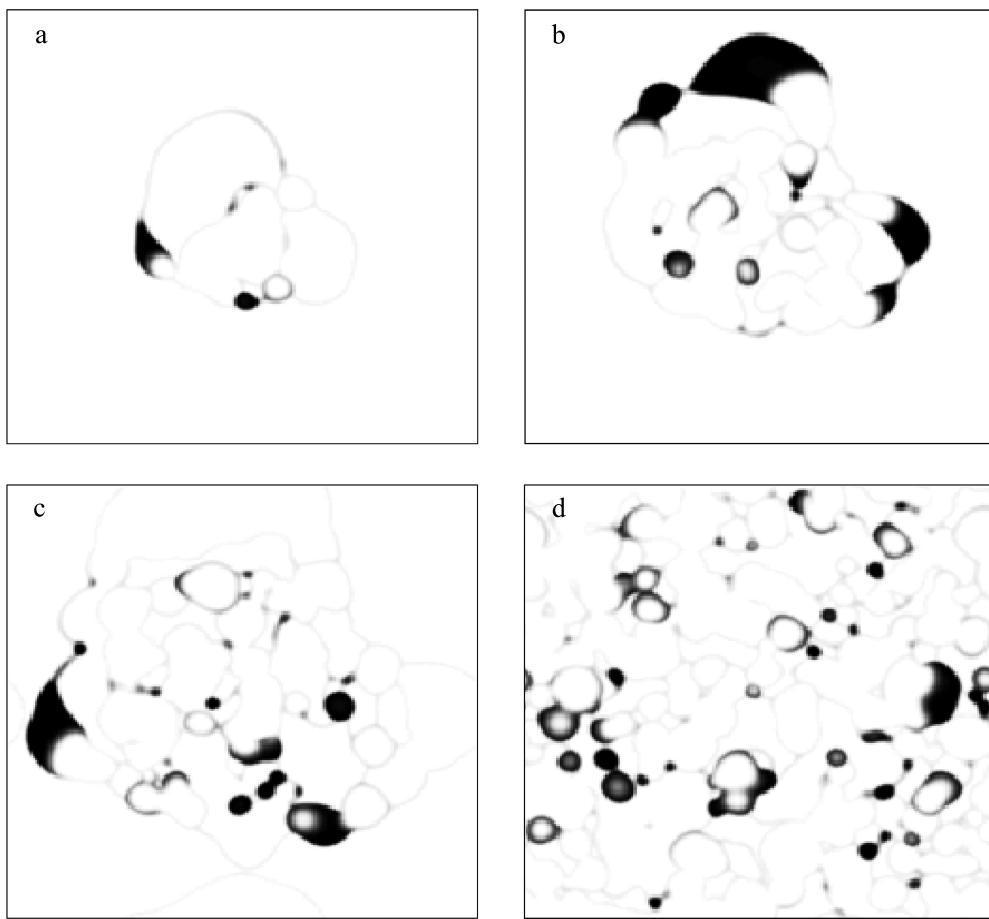
取 $\delta=0.14$ 时,最外部的扩散波也会出现追逐式的旋转,扩散前沿内部的斑块数量急剧下降,扩散前沿也趋于破碎;当 $\delta=0.12$ 时,扩散前沿内部的斑块数量已经很少,出现灭绝的趋势,物种沿着扩散前沿呈追逐式扩散;当 $\delta=0.11$ 时,扩散前沿和区域内部均断裂呈斑块状,为斑块扩散方式,如图4;继续减小 $\delta$ ,则会导致两种群的灭绝。

## 2.1 种群密度

食饵和捕食者的种群总密度用以下方式来计算

$$\begin{cases} n(t) = \int_0^L \int_0^L N(t, x, y) dx dy \\ p(t) = \int_0^L \int_0^L P(t, x, y) dx dy \end{cases} \quad (5)$$

在文中离散的状态下,通过对每时刻全区域的各个点的密度求和得到总密度。图5表示3种不同性质的扩散形式下食饵种群的密度变化情况。图中的纵轴用平均密度来表示:

图4  $\delta = 0.11$  时, 不同时间下的食饵密度Fig. 4 Prey density under different time when  $\delta = 0.11$ 

(a) $t=1200$ , (b) $t=1800$ , (c) $t=2400$ , (d) $t=4800$ ; 空间大小:  $200 \times 200$ ; 其他参数:  $\gamma = 0.7$ ,  $\alpha = 2$ ,  $b = 0.012$

$$\bar{n} = \frac{n(t)}{L \times L}, \bar{p} = \frac{p(t)}{L \times L}$$

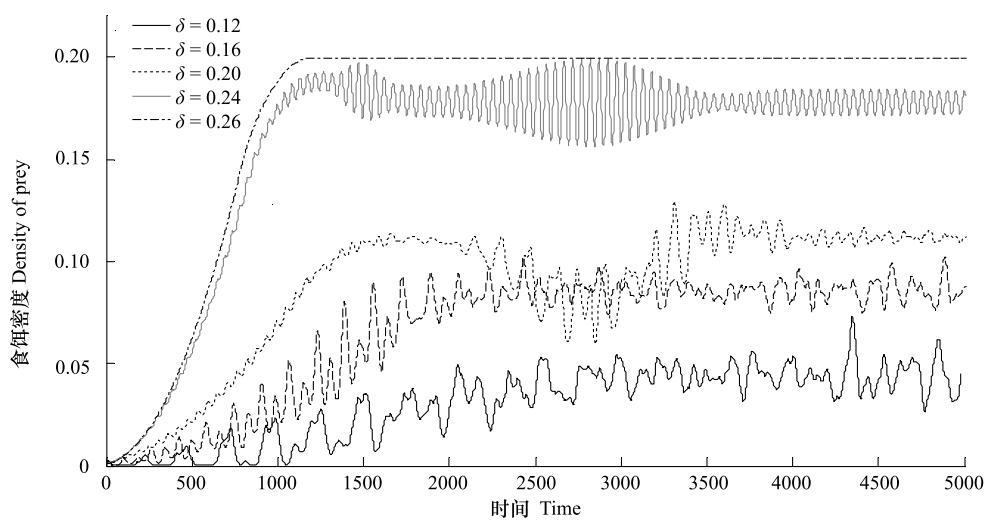
为食饵和捕食者的平均密度。从图5中可以看出不同的扩散形式下,食饵种群的密度增长情况差异很大。在连续的扩散波形式下,如 $\delta = 0.24$ , $\delta = 0.26$ 时,密度增加很快;而在斑块扩散的情况的,如 $\delta = 0.12$ 时,密度波动很大,且保持在较小的数量下。由于文中捕食者为专一性捕食者,捕食者和食饵的密度变化呈现相似性,但会出现滞后现象。

## 2.2 种群的扩散速度

文中的模拟采用中心释放的方法,对于 $200 \times 200$ 的区域来说,取点(100,100)为扩散中心,记作( $C_n$ , $C_p$ ),某一时刻的扩散半径指在种群存在的区域中,离中心最远的点的坐标到中心的距离,即

$$R(t) = \max \sqrt{(x - C_n)^2 + (y - C_p)^2}$$

式中,  $(x, y) \in \{(x, y) | n(x, y, t) > 0\}$ ,  $n(x, y, t)$  为 $t$ 时刻在  $(x, y)$  位置上食饵种群的密度。假设两物种具有线性扩散速率<sup>[7-8]</sup>,给定  $\gamma$ 、 $\alpha$ 、 $b$ 、 $\delta$  时,以食饵达到区域边界前的半径数据  $R$  ( $R < 100$ ) 为因变量,以其相应的时间步  $T$  为自变量,进行最小二乘拟合:  $R = \beta_1 + \beta_2 R$ , 拟合得到的  $\beta_2$  称为扩散速度。图6为不同的捕食者死亡率  $\delta$  下食饵种群的扩散速度,固定  $\gamma = 0.7$ ,  $\alpha = 2$ ,  $b = 0.012$ 。可以看出在斑块扩散的情况下,扩散速度明显小于其他情况,随着捕食者死亡率的增加,食饵的扩散速度也逐渐增加,演化为分层次的,环状的扩散波,当  $\delta$  在区间 0.13—0.17 时,扩散速度比较平稳,最后又会很快的增加。

图5 不同 $\delta$ 下,食饵的密度Fig. 5 Prey density under different  $\delta$ 

### 3 讨论

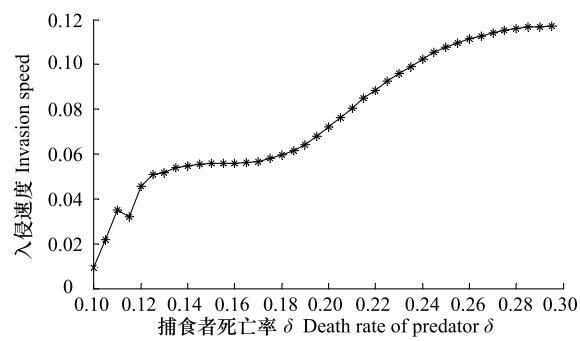
物种相互作用下的分布模式和入侵过程中的空间模式一直是很有吸引力的研究课题,现实物种相互作用中呈现出的复杂空间构型一直激励着数学家和生态学家去理解这些复杂模式形成的机理<sup>[13-17]</sup>。入侵的扩散过程较多研究的是其扩散前沿的孤立波,食饵和捕食者追逐式的环形扩散也有研究,但斑块扩散现象却研究得很少<sup>[7-9]</sup>。Petrovskii 等在确定性的反应扩散模型中发现了斑块扩散现象的存在<sup>[13-16]</sup>,这种现象是否在空间离散的模型中也存在呢?本文的研究正是回答了这一问题。

本文模拟研究表明:在捕食者死亡率较大时,食饵受捕食者控制少,扩散前沿是连续的扩散波,扩散波后为低密度的均匀分布区;当捕食者死亡率减小时,食饵扩散会出现分层或螺旋状的扩散波,这可能是捕食者食饵追逐扩散造成的;进一步减小捕食者死亡率,捕食者对食饵控制作用增强,捕食者和食饵相互扭结,出现斑块扩散现象;进一步减小捕食者死亡率,捕食者消灭食饵,由于捕食的专一性,捕食者也会灭绝。研究还表明,斑块扩散时,扩散速度减缓。

从文中的一系列模拟结果中可以看出,当种群开始出现斑块扩散时,随着捕食者死亡率  $\delta$  的减小,区域内部的斑块数量在急剧减少,最终会导致种群灭绝,所以还可以考虑区域内部斑块数量与捕食者死亡率的关系;图 5 中斑块扩散时食饵密度随时间变化的不规则的序列图,似乎存在某种混沌性质,这也值得我们进一步去研究;

由于人类干扰和环境恶化,生境破坏和生境破碎已成为普遍的生态现象,研究破碎生境下的物种扩散研究者感兴趣的课题<sup>[22,24]</sup>。一般认为,生境破坏和丧失是有助于物种入侵的,但是多大程度的破碎是合适的却是未知的。本文在均质环境中研究了有 Allee 效应的捕食食饵系统,如果加入生境破碎,会对种群的入侵产生什么样的效果呢<sup>[22]</sup>?

文中得到的现象对生物入侵控制和外来物种监测有一定的启发和指导作用。对于处于低密度下的外来种,并不能忽略其可能造成的危害性,它在没有天敌和环境的限制下,可能会很快就会爆发。对于已经在进行生物控制的种群,如发现入侵种已经被控制在多个小的斑块中时,应该继续加大控制力度,将其彻底地清除。

图6 不同 $\delta$ 下,食饵种群的扩散速度Fig. 6 Prey spread speed under different  $\delta$

**References:**

- [ 1 ] Murray J D. Mathematical Biology. Berlin: Springer-Verlag, 1989.
- [ 2 ] Fagan W F, Lewis M A, Neurbert M G, van den Driessche P. Invasion theory and biological control. *Ecology letters*, 2002, 5(1): 148-157.
- [ 3 ] Shea K, Possingham H P. Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology*, 2000, 37(1): 77-86.
- [ 4 ] Lopes C, Spataro T, Lapchin L, Arditi R. Optimal release strategies for the biological control of aphids in melon greenhouses. *Biological Control*, 2009, 48(1): 12-21.
- [ 5 ] Fagan W F, Bishop J G. Trophic interactions during primary succession: herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *The American Naturalist*, 2000, 155(2): 238-251.
- [ 6 ] Vinogradov M E, Shushkina E A, Anochina L L, Vostokov S V, Kucheruk N V, Lukashova T A. Mass development of Ctenophore *Beroe ovata* Eschscholtz off the north-eastern coast of the Black Sea. *Oceanology*, 2000, 40: 52-55.
- [ 7 ] Hastings A, Cuddington K, Davies K F, Dugaw C J, Elmendorf S, Freestone A, Harrison S, Holland M, Lambrinos J, Malvadkar U, Melbourne B A, Moore K, Taylor C, Thomson D. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, 2005, 8(1): 91-101.
- [ 8 ] Melbourne B A, Cornell H V, Davies K F, Dugaw C J, Elmendorf S, Freestone A L, Hall R J, Harrison S, Hastings A, Holland M, Holyoak M, Lambrinos J, Moore K, Yokomizo H. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, 2007, 10(1): 77-94.
- [ 9 ] Shigesada N, Kawasaki K. Biological Invasions: Theory and Practice. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [ 10 ] Davis M B, Calcote R R, Sugita S A, Takahara H. Patchy invasion and the origin of a hemlock-hardwoods forest mosaic. *Ecology*, 1998, 79(8): 2641-2659.
- [ 11 ] Kolb A, Alpert P, Enters D, Holzapfel C. Patterns of invasion within a grassland community. *Journal of Ecology*, 2002, 90(5): 871-881.
- [ 12 ] Swope S, Carruthers R, Anderson G, Bubenheim D. USDA and NASA collaborate to use hyperspectral imagery to detect invasive species through time and space. Portland: ESA Annual Conference, 2004.
- [ 13 ] Petrovskii S V, Malchow H. Wave of chaos: new mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics. *Theoretical Population Biology*, 2001, 59(2): 157-174.
- [ 14 ] Morozov A, Petrovskii S, Li B L. Spatiotemporal complexity of patchy invasion in a predator-prey system with the Allee effect. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, 238(1): 18-35.
- [ 15 ] Petrovskii S, Morozov A, Li B L. Regimes of biological invasion in a predator-prey system with the Allee effect. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2005, 67(3): 637-661.
- [ 16 ] Morozov A, Ruan S G, Li B L. Patterns of patchy spread in multi-species reaction-diffusion models. *Ecological Complexity*, 2008, 5(4): 313-328.
- [ 17 ] Deutsch A, Dormann S. Cellular Automaton Modeling of Biological Pattern Formation. Berlin: Springer-Verlag, 2004.
- [ 18 ] Tilman D, Kareiva P M. Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton: Princeton University Press, 1997.
- [ 19 ] Cruickshank I, Gurney W S C, Veitch A R. The characteristics of epidemics and invasions with thresholds. *Theoretical Population Biology*, 1999, 56(3): 279-292.
- [ 20 ] Arii K, Parrott L. Examining the colonization process of exotic species varying in competitive abilities using a cellular automaton model. *Ecological Modelling*, 2006, 199(3): 219-228.
- [ 21 ] Durrett R, Levin S A. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1994, 343(1305): 329-350.
- [ 22 ] Su M, Hui C, Zhang Y Y, Li Z Z. How does the spatial structure of habitat loss affect the eco-epidemic dynamics?. *Ecological Modelling*, 2009, 220(1): 51-59.
- [ 23 ] Ye F, Chen Q W, Wu S Y, Cai D S, Wang H M. Spatially-explicit modelling of riparian vegetation dynamics under reservoir operations. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2604-2613.
- [ 24 ] Guo X H, Li W D, Guo J J. A apparent competition model with predator's preference for prey and its simulation analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10): 5741-5747.
- [ 25 ] Su M, Hui C, Zhang Y Y, Li Z Z. Spatiotemporal dynamics of the epidemic transmission in a predator-prey system. *Bulletin of Mathematical*

- Biology, 2008, 70(8) : 2195-2210.
- [26] Hui C, Li Z Z. Distribution patterns of metapopulation determined by Allee effects. Population Ecology, 2004, 46(1) : 55-63.
- [27] Hui C. Spatial chaos of metapopulation incurred by Allee effect, overcrowding effect and predation effect. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(3) : 370-383.
- [28] Kot M. Elements of Mathematical Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [29] Dieckmann U, Law R, Metz J A J. The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [30] Feagin R A, Wu X B, Feagin T. Edge effects in lacunarity analysis. Ecological Modelling, 2007, 201(3/4) : 262-268.
- [31] Hiebeler D E, Morin B R. The effect of static and dynamic spatially structured disturbance on a locally dispersing population. Theoretical Population Biology, 2007, 246(1) : 1136-144.

**参考文献:**

- [23] 叶飞, 陈求稳, 吴世勇, 蔡德所, 王洪梅. 空间显式模型模拟河流岸边带植被在水库运行作用下的演替. 生态学报, 2008, 28(6) : 2604-2613.
- [24] 郭小虎, 李维德, 郭建军. 具捕食偏爱的似然竞争模型及模拟分析. 生态学报, 2009, 29(10) : 5741-5747.
- [27] 惠苍. 集合种群空间混沌的模拟研究以及 Allee 效应、拥挤效应与捕食效应对空间模式的影响. 西北植物学报, 2004, 24(3) : 370-383.

**ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32 ,No. 6 March ,2012( Semimonthly )**  
**CONTENTS**

- Quantitatively monitoring undergoing degradation of plateau grassland by remote sensing data: a case study in Maqu County, Gansu Province, China ..... ZHOU Jianhua, WEI Huaidong, CHEN Fang, et al (1663)
- Using periphyton assemblages to assess stream conditions of Taizi River Basin, China ..... YIN Xuwang, QU Xiaodong, LI Qingnan, et al (1677)
- Water-holding capacity of an evergreen broadleaf forest in Ailao Mountain and its functions in mitigating the effects of Southwest China drought ..... QI Jinhua, ZHANG Yongjiang, ZHANG Yiping, et al (1692)
- The relationship between protistan community and water quality along the coast of Qingdao ..... YANG Jinpeng, JIANG Yong, HU Xiaozhong (1703)
- Simulation of effects of warming on carbon budget in alpine meadow ecosystem on the Tibetan Plateau ..... QI Weiwei, NIU Haishan, WANG Shiping, et al (1713)
- Features of leaf photosynthesis and leaf nutrient traits in reservoir riparian region of Three Gorges Reservoir, China ..... JIE Shenglin, FAN Dayong, XIE Zongqiang, et al (1723)
- Spatio-temporal distribution of fish in the Pengxi River arm of the Three Gorges reservoir ..... REN Yuqin, CHEN Daqing, LIU Shaoping, et al (1734)
- Analysis on allelochemicals in the cell-free Filtrates of *Amphidinium carterae* ..... JI Xiaoqing, HAN Xiaotian, YANG Baijuan, et al (1745)
- Effect of starvation on expression patterns of the MYP gene in *Strongylocentrotus intermedius* ..... QIN Yanjie, SUN Bolin, LI Xia, et al (1755)
- Habitat selection of feral yak in winter and spring in the Helan Mountains, China ..... ZHAO Chongnan, SU Yun, LIU Zhensheng, et al (1762)
- Using cellular automata to study patchy spread in a predator-prey system ..... YANG Li, LI Weide (1773)
- Effects of insect-resistant transgenic *Bt* rice with a fused *Cry1Ab+Cry1Ac* gene on population dynamics of the stem borers, *Chilo suppressalis* and *Sesamia inferens*, occurring in paddyfield ..... LI Zhiyi, SUI He, XU Yanbo, et al (1783)
- Effect of spectral sensitivity and intensity response on the phototaxis of *Frankliniella Occidentalis* (Pergande) ..... FAN Fan, REN Hongmin, LU Lihua, et al (1790)
- The synergistic action and UV protection of optical brightener on three different geographic isolates of Asian Gypsy Moth Nucleopolyhedrovirus (LdMNPV) ..... WANG Shujuan, DUAN Liqing, LI Haiping, et al (1796)
- The availability of trace elements in an oasis soil under different utilization intensity in an arid area in China ..... LI Haifeng, ZENG Fanjiang, GUI Dongwei, et al (1803)
- Multivariate regression analysis of greenhouse gas emissions associated with activities and populations of soil microbes in a double-rice paddy soil ..... QIN Xiaobo, LI Yu'e, SHI Shengwei, et al (1811)
- Distribution characteristics of humus fraction in soil profile for the typical regions in the Loess Plateau ..... DANG Ya'ai, LI Shiqing, WANG Guodong (1820)
- N<sub>2</sub>O emissions from vegetable farmland with purple soil and the main factors influencing these emissions ..... YU Yajun, WANG Xiaoguo, ZHU Bo (1830)
- Relationships between carbon source utilization of soil microbial communities and environmental factors in natural secondary forest in subtropical area, China ..... WANG Yun, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (1839)
- Numerical soil classification using fuzzy K-means algorithm and predictive soil mapping at regional scale ..... LIU Pengfei, SONG Xuan, LIU Xiaobing, et al (1846)
- Releasing characteristics of nonpoint source pollutants from straws under submerging condition ..... YANG Zhimin, CHEN Yucheng, ZHANG Yun, et al (1854)
- Effects of delayed irrigation at jointing stage on nitrogen accumulation and its allocation, and NO<sub>3</sub>-N migration in wheat ..... WANG Hongguang, YU Zhenwen, ZHANG Yongli, et al (1861)
- Risk division on winter wheat suffering from spring wet damages in Jiangsu Province ..... WU Hongyan, GAO Ping, XU Weigen, et al (1871)
- Determination of the initial depth of water uptake by roots of steppe plants in restored and overgrazed communities, Inner Mongolia, China ..... GUO Yuran, WANG Wei, LIANG Cunzhu, et al (1880)
- Fine root architecture and morphology among different branch orders of six subtropical tree species ..... XIONG Decheng, HUANG Jinxue, YANG Zhijie, et al (1888)
- Numerical analysis of inter-specific relationships in Alpine steppe community in Bayanbulak ..... FANG Fei, HU Yukun, ZHANG Wei, et al (1898)
- Analysis of shade-tolerance and determination of evaluation indicators of shade-tolerance in seedlings of *Chrysanthemum grandiflorum* and its closely related genera ..... SUN Yan, GAO Haishun, GUAN Zhiyong, et al (1908)
- Effect of the parasitic *Cuscuta australis* on the community diversity and the growth of *Alternanthera philoxeroides* ..... WANG Rukui, GUAN Ming, LI Yonghui, et al (1917)
- Diversity and community structure of basidiomycete laccase gene from subtropical broad-leaved and coniferous forest ecosystems based on cDNA cloning ..... CHEN Xiangbi, SU Yirong, HE Xunyang, et al (1924)
- Fine root longevity and controlling factors in subtropical *Altingia grililipes* and *Castanopsis carlesii* forests ..... HUANG Jinxue, LING Hua, YANG Zhijie, et al (1932)
- Linear programming and optimal distribution of the forest resources based on TM remote sensing images ..... DONG Bin, CHEN Liping, WANG Ping, et al (1943)
- Urban green space landscape patterns and thermal environment investigations based on computational fluid dynamics ..... LIU Yanhong, GUO Jinping, WEI Qingshun (1951)
- Review and Monograph**
- Review of the ecological compensation efficiency ..... ZHAO Xueyan (1960)
- Scientific Note**
- The effects of petroleum exploitation on water quality bio-assessment and benthic macro-invertebrate communities in the Yellow River Delta wetland, Dongying ..... CHEN Kai, XIAO Nengwen, WANG Beixin, et al (1970)

# 《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

## 生态学报

(SHENTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 6 期 (2012 年 3 月)

## ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 6 2012

编 辑 《生态学报》编辑部  
地址:北京海淀区双清路 18 号  
邮政编码:100085  
电话:(010)62941099  
www.ecologica.cn  
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 冯宗炜  
主 管 中国科学技术协会  
主 办 中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
地址:北京海淀区双清路 18 号  
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社  
地址:北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码:1000717

印 刷 北京北林印刷厂  
行 销 科 学 出 版 社  
地址:东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717  
电话:(010)64034563  
E-mail:journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局  
国外发行 中国国际图书贸易总公司  
地址:北京 399 信箱  
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第 8013 号  
许 可 证

Edited by Editorial board of  
ACTA ECOLOGICA SINICA  
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China  
Tel: (010) 62941099  
www.ecologica.cn  
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief FENG Zong-Wei  
Supervised by China Association for Science and Technology  
Sponsored by Ecological Society of China  
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS  
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press  
Add: 16 Donghuangchenggen North Street,  
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,  
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press  
Add: 16 Donghuangchenggen North  
Street, Beijing 100717, China  
Tel: (010) 64034563  
E-mail: journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China  
Foreign China International Book Trading  
Corporation  
Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China

ISSN 1000-0933  
9 771000093125

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元