

草原毛虫及植被的动态模型

刘汉武, 张凤琴, 李秋英

(运城学院 应用数学系, 山西 运城 044000)

摘要:考虑草原毛虫种群依食物进行自我调节,以及植被和草原毛虫的控制因素,建立了植被-草原毛虫的动态模型.得到了平衡点的存在性和稳定性以及极限环的存在性,分析了控制参数对植被和草原毛虫动态的影响.认为对草原毛虫控制作用的减弱可能是草原毛虫种群爆发的主要原因.

关键词:依食物调节;动态模型;Hopf 分支;爆发原因

中图分类号:O175.13;Q958.12

文献标志码:A

草原毛虫属(*Gynaephora*)昆虫属于鳞翅目、毒蛾科,世界上已知有 15 种,两亚种,均分布在古北区.在中国,有 8 种草原毛虫,主要分布在青海、西藏、四川、甘肃等地区海拔 3000 m 以上的高寒草原^[1].

近年来,草原毛虫数量激增,危害高寒草原生态系统,给人类带来经济损失.草原毛虫主要危害各类牧草,日食量约 0.015 g^[2],在危害严重的地区,牧草被全部吃光.草原毛虫的选择性取食显著降低莎草科植物的生物量,增加杂类草的生物量^[3-5].草原毛虫从茎和嫩叶顶端向下咬食,使植被失去花期或籽期,而不能自然播种.草原毛虫还会引发家畜中毒^[6-7],出现嘴皮溃烂、上吐下泻直至消瘦死亡.2015 年,我国草原毛虫危害面积 143 万 hm²^[8];2003 年,仅青海省的危害面积就超过 100 万 hm²,直接经济损失 9500 万元^[9];2002 年,西藏那曲的灾害尤为严重,受危害草场的草原毛虫密度为 200~500 条/m²,最高达 3000 条/m² 以上^[10].

动力学模型是研究昆虫种群动态、进行预测预报、评估防治效果等的重要工具,对于一般昆虫,特别是害虫,这方面的研究很多^[11-14].目前,针对草原毛虫的动力学模型研究还比较少,只有刘汉武等^[15]进行了初步研究.

草原毛虫能够自我调节种群规模,使种群达到最佳大小和最大适合度.当食物丰富时,雌虫产生更多的卵;随着母代种群密度的增大,子代幼虫的存活率有下降的趋势;低密度子代中雌虫所占比例明显比高密度地区的大,而高密度地区雄虫和雌虫的数量相等,或略偏雄性;随着幼虫种群密度增高,幼虫个体明显变小、繁殖力下降、卵个体增大^[1].所有这些现象都说明草原毛虫可以根据平均食物量进行自我调节,有这样一个阈值 H ,当平均食物量大于 H 时,种群增加;而当平均食物量小于 H 时,种群下降.此外,天敌也影响着草原毛虫种群的动态.寄生性天敌有寄生蝇、金小蜂^[16]、周氏啮小蜂^[17]等,捕食者有角百灵等.

本文将考虑草原毛虫种群的自我调节、植被及草原毛虫的控制因素,建立植被和草原毛虫的动态模型,通过对模型的理论分析和模拟,掌握草原毛虫的动态规律,分析草原毛虫爆发的原因.

1 模型的建立与分析

将草原毛虫取食的植物统称为植被,用 $x(t)$, $y(t)$ 分别表示在时刻 t 植被的生物量和草原毛虫的数量.假设 x 的动态满足 Logistic 模型,内禀增长率为 r ,环境容纳量为 K .草原毛虫以植被为食,没有植被时,死亡

收稿日期:2016-12-13;修回日期:2017-05-09.

基金项目:国家自然科学基金(11371313;61573016;61203228);山西省自然科学基金资助项目(2013011002-5).

作者简介(通信作者):刘汉武(1969-),男,河北涿州人,运城学院副教授,博士,研究方向为生物数学,E-mail:liuhanwu-china@163.com.

率为 d , 假设草原毛虫对植被的取食具有 Holling II 型功能反应, 因被取食, 植被的减少率为 $\frac{axy}{p+x}$, 植被到草原毛虫的转化率为 $\frac{bxy}{p+x}$. 草原毛虫根据食物条件进行自我调节, 用 H 表示平均食物阈值. 当平均食物量 x/y 大于 H 时, 因取食的增长率为正, 反之, 当平均食物量 x/y 小于 H 时, 因取食的增长率为负. 因此, 用 $\frac{x/y}{H} - 1$ 与 $\frac{bxy}{p+x}$ 的乘积, 即 $\frac{bx^2}{H(p+x)} - \frac{bxy}{p+x}$ 表示草原毛虫的实际增长率. 由于植被的生物量会因为放牧、鼠害等原因减少, 用 α 表示植被的减少率, 且称为对植被的控制参数. 同样, 草原毛虫的数量会因为寄生、捕食等因素减少, 用 β 表示草原毛虫的减少率, 且称为对草原毛虫的控制参数. 这样可以建立植被-草原毛虫的动态模型:

$$\begin{cases} x' = rx(1 - \frac{x}{K}) - \frac{axy}{p+x} - \alpha x, \\ y' = -dy + \frac{bx^2}{H(p+x)} - \frac{bxy}{p+x} - \beta y, \end{cases} \quad (1)$$

其中所有参数都为正的常数.

定理 1 模型(1)总有零平衡点 $O: x = y = 0$, 当 $\alpha < r$ 时, 还有唯一正平衡点 $E(x^*, y^*)$, 其中 $y^* = \frac{(x^* + p)[K(r - \alpha) - rx^*]}{aK}$, x^* 在 0 与 $\frac{K(r - \alpha)}{r}$ 之间, 且满足

$$f(x^*) \triangleq abKx^{*2} + H(x^* + p)[rx^* - K(r - \alpha)][(b + d + \beta)x^* + (d + \beta)p] = 0.$$

证明 求模型(1)的平衡点就是解代数方程组

$$\begin{cases} rx(1 - \frac{x}{K}) - \frac{axy}{p+x} - \alpha x = 0, \\ -dy + \frac{bx^2}{H(p+x)} - \frac{bxy}{p+x} - \beta y = 0. \end{cases} \quad (2)$$

显然, $x = y = 0$ 是(2)式的解. 若 $x \neq 0$, 由(2)式中第 1 式得到 $y = \frac{(x + p)[K(r - \alpha) - rx]}{aK}$, 代入到(2)式中第 2 式得到 $f(x) = 0$.

若 $r \leq \alpha$, 则对所有 $x > 0$, 有 $f(x) > 0$, 此时, $f(x) = 0$ 没有正解.

若 $r > \alpha$, 则有 $f(-p) = abp^2K > 0$, $f(0) = -p^2HK(r - \alpha)(d + \beta) < 0$, $f(\frac{K(r - \alpha)}{r}) = \frac{abK^3(r - \alpha)^2}{r^2} > 0$, 又由于 $f(x)$ 的三次项系数为 $rH(b + d + \beta) > 0$, 所以 $\lim_{x \rightarrow +\infty} f(x) = +\infty$, $\lim_{x \rightarrow -\infty} f(x) = -\infty$. 根据零点定理, 此时, $f(x) = 0$ 在 0 与 $\frac{K(r - \alpha)}{r}$ 之间有唯一正解, 定理得证.

定理 2 当 $r > \alpha$ 时, 零平衡点 O 不稳定; 当 $r < \alpha$ 时, 零平衡点 O 全局渐近稳定.

证明 模型(1)在 O 处的 Jacobi 矩阵为 $J_0 = \begin{bmatrix} r - \alpha & 0 \\ 0 & -d - \beta \end{bmatrix}$, 其特征根为 $r - \alpha$ 和 $-d - \beta < 0$. 所以, 当 $r > \alpha$ 时, O 不稳定; 当 $r < \alpha$ 时, O 局部渐近稳定.

下面进一步证明当 $r < \alpha$ 时, O 全局渐近稳定. 由于此时有 $x' < -\frac{r}{K}x^2$, 而初值问题 $\begin{cases} u' = -\frac{r}{K}u^2 \\ u(t_0) = x_0 \end{cases}$ 的解为 $u = \frac{Kx_0}{rx_0(t - t_0) + K}$, 所以(1)式满足条件 $x(t_0) = x_0$ 的 x 满足 $x(t) < \frac{Kx_0}{rx_0(t - t_0) + K}$.

又因此时 $y' < -dy + \frac{bKx_0}{H[rx_0(t - t_0) + K]}$, 而初值问题 $\begin{cases} v' = -dv + \frac{bKx_0}{H[rx_0(t - t_0) + K]} \\ v(t_0) = y_0 \end{cases}$ 的解为 $v = e^{-dt} \left\{ \int_{t_0}^t \frac{bKx_0 e^{ds}}{H[rx_0(s - t_0) + K]} ds + y_0 e^{dt_0} \right\}$.

因此,对任意的 x_0, y_0 , 模型(1) 满足初始条件 $x(t_0) = x_0, y(t_0) = y_0$ 的解满足 $x(t) < \frac{Kx_0}{rx_0(t-t_0) + K}$ 及 $y < e^{-dt} \left\{ \int_{t_0}^t \frac{bKx_0 e^{ds}}{H[rx_0(s-t_0) + K]} ds + y_0 e^{dt_0} \right\}$. 易见当 t 趋于 $+\infty$ 时, 上述两个式子不等号后面的部分都趋于 0, 而 $x(t), y(t)$ 的极限都大于等于 0, 从而 $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = 0$, 即 O 全局渐近稳定.

定理 3 记函数 $g(x) \triangleq 2rx^2 + [K(b+d+\alpha+\beta-r) + rp]x + Kp(d+\beta)$. 当 $r > \alpha, g(x^*) > 0$ 时, 正平衡点 E 局部渐近稳定; 当 $r > \alpha, g(x^*) < 0$ 时, 正平衡点 E 不稳定, 存在围绕 E 的极限环.

证明 模型(1) 在 E 处的 Jacobi 矩阵为 $J_E = \begin{bmatrix} \frac{-rx^*}{K} + \frac{ax^*y^*}{(x^*+p)^2} & \frac{-ax^*}{x^*+p} \\ \frac{bx^*(x^*+2p) - bpHy^*}{H(x^*+p)^2} & \frac{-bx^{*2}}{Hy^*(x^*+p)} \end{bmatrix}$, 其特征方程为 $\lambda^2 + \frac{g(x^*)}{K(x^*+p)}\lambda + \frac{abrx^{*3}}{H(x^*+p)^2[K(r-\alpha) - rx^*]} + \frac{abpx^{*2}}{H(x^*+p)^3} + \frac{p(d+\beta)[K(r-\alpha) - rx^*]}{K(x^*+p)} = 0$, 其中常数项大于 0, 一次项系数的符号与 $g(x^*)$ 的符号相同. 因此, $g(x^*) > 0$ 时, E 局部渐近稳定; 当 $g(x^*) < 0$ 时, E 不稳定. 下面进一步证明当 $g(x^*) < 0$ 时, 存在围绕 E 的极限环.

考虑图 1 中的矩形区域 $OABC$, 其中, AB 上点的横坐标为 K, BC 上点的纵坐标为 K/H , 容易验证点 E 在区域 $OABC$ 内. 通过分析在区域边界上 x', y' 的符号, 可以知道从边界上点出发的轨线的方向如图 1 所示, 因此, 区域 $OABC$ 为不变区域. 又由于 E 不稳定, 因此, 根据 Bendixson 环域定理, 在区域 $OABC$ 内存在环绕 E 的极限环.

在正平衡点 E 处, 植被的生物量与草原毛虫数量的比为 $\frac{x^*}{y^*} = H[1 + \frac{(d+\beta)(x^*+p)}{bx^*}]$. 可见, 实际上草原毛虫的平均食物量大于阈值 H , 且平均食物量受草原毛虫种群所有参数及植被数量影响.

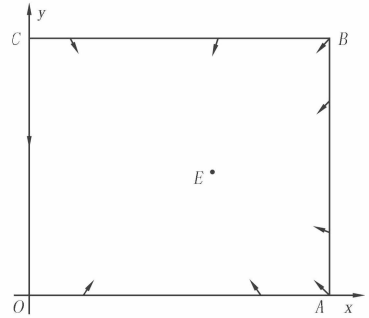


图1 不变区域

对植被和草原毛虫的控制参数 α 和 β 对正平衡点 E 处的植被生物量和草原毛虫数量有直接影响. 利用 x^* 满足 $f(x) = 0$, 可以求出 $\frac{\partial x^*}{\partial \alpha} = \frac{-HK(x^*+p)[(b+d+\beta)x^* + (d+\beta)p]}{\frac{\partial f}{\partial x^*}}$. 在定理 1 的证明中, 知道 x^* 是 $f(x)$ 的值从

负变正的过程中出现的零点, 因此, 有 $\frac{\partial f}{\partial x^*} > 0$. 所以, $\frac{\partial x^*}{\partial \alpha} < 0$, 类似有 $\frac{\partial x^*}{\partial \beta} = \frac{-H(x^*+p)[rx^* - K(r-\alpha)]}{\frac{\partial f}{\partial x^*}} > 0$. 由 (2) 式中第 2 式可以得到 x^*, y^* 满足关系 $y = \frac{bx^2}{H[(b+d+\beta)x + (d+\beta)p]}$, 所以, $\frac{\partial y^*}{\partial \alpha} = \frac{\partial y^*}{\partial x^*} \frac{\partial x^*}{\partial \alpha} = \frac{bx^*[(b+d+\beta)x^* + 2p(d+\beta)]}{H[(b+d+\beta)x^* + (d+\beta)p]^2} \frac{\partial x^*}{\partial \alpha} < 0$. 利用 x^*, y^* 满足的关系 $y = \frac{(x+p)[K(r-\alpha) - rx]}{aK}$ 可以得到 $\frac{\partial y^*}{\partial \beta} = \frac{\partial y^*}{\partial x^*} \frac{\partial x^*}{\partial \beta} = \frac{-2r[x^* - \frac{K(r-\alpha) - rp}{2r}]}{aK} \frac{\partial x^*}{\partial \beta}$, 所以, 当 $x^* > \frac{K(r-\alpha) - rp}{2r}$ 时, $\frac{\partial y^*}{\partial \beta} < 0$; 当 $x^* < \frac{K(r-\alpha) - rp}{2r}$ 时, $\frac{\partial y^*}{\partial \beta} > 0$.

因此, 如果 α 增加, 则 x^*, y^* 都减小; 如果 β 减小, 则 x^* 减小, 而 y^* 的增减还受 x^* 的影响. 如果 β 减小, $x^* > \frac{K(r-\alpha) - rp}{2r}$, 则 y^* 增加; 如果 β 减小, $x^* < \frac{K(r-\alpha) - rp}{2r}$, 则 y^* 减小.

2 数值模拟

在模拟中, 除了 α 和 β , 其他参数的取值为 $r = 1.5, K = 100, a = 0.5, p = 10, d = 0.1, b = 0.1, H =$

0.02.

当 $r > \alpha, g(x^*) < 0$ 时, 正平衡点 E 不稳定, 存在围绕 E 的极限环. 图 2 中是参数 $\alpha = 0.1, \beta = 0.1$ 时模型的动态, 此时, $r > \alpha, x^* = 5.44, g(x^*) = -228 < 0$. 在图 2 中, 子图 A, B 分别是植被生物量 x 和草原毛虫数量 y 的动态过程, 其中初值取 $x_0 = 30, y_0 = 150$; 子图 C 是相平面上的稳定极限环.

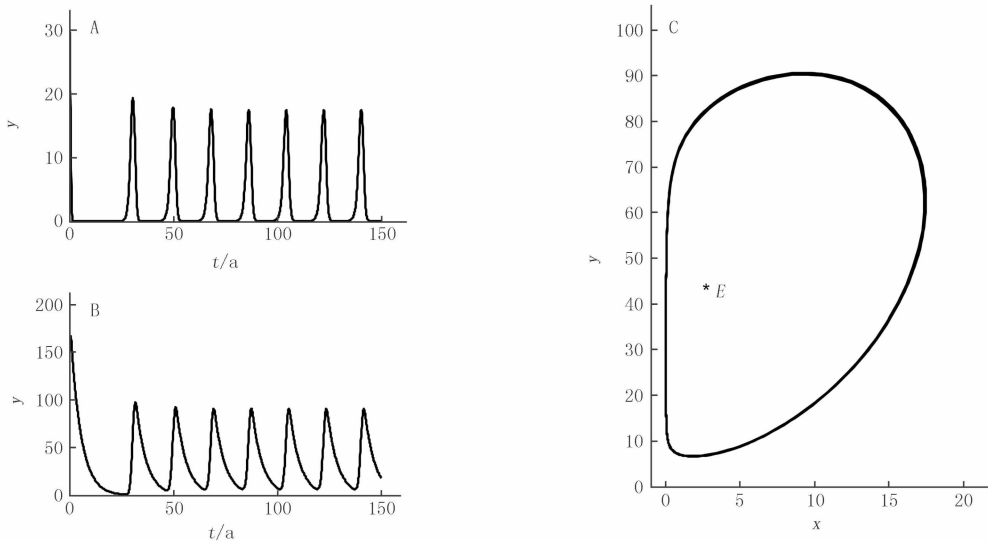


图2 极限环

平衡点 E 由稳定到不稳定, 会出现极限环, 即发生 Hopf 分支. 由于参数 r, K, a, p, d, b, H 是植被和草原毛虫在长期进化过程中形成的, 相对稳定, 不会发生较大变化. 而对植被和草原毛虫的控制参数 α, β 很容易受其他因素的影响, 如放牧强度和害鼠数量等的变化都会使 α 发生较大变化, 捕食草原毛虫的鸟类数量的变化会引起 β 发生较大变化. 因此, 选择 α 和 β 作为分支参数. 图 3 中 $\alpha-\beta$ 平面被直线 L 分为两个区域: $D1$ 和 $D2$, 当 α, β 的取值在区域 $D1$ 中时, 平衡点 E 不稳定, 存在极限环; 当 α, β 的取值在区域 $D2$ 中时, 平衡点 E 稳定.

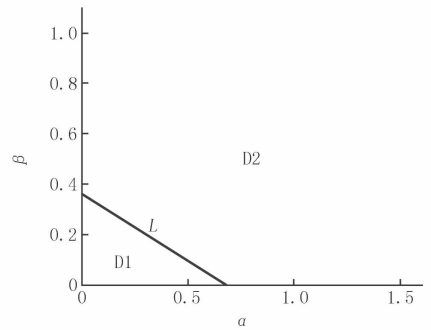


图3 $\alpha-\beta$ 平面

图 4 是只有参数 α 或 β 变化时的分支图. 只有一条曲线时, 其表示稳定平衡点的坐标 x 或 y 的值; 有上下两条曲线时, 分别表示极限环上点的坐标 x 或 y 的最大值和最小值.

子图 A, C 表示 x 的变化, 子图 B, D 表示 y 的变化. 在子图 A, B 中, β 取 0.1, α 从 0 变化到 1.7. 当 $0 \leq \alpha < 0.5$ 时, 有稳定极限环; 当 $0.5 < \alpha < 1.5$ 时, 平衡点 E 稳定; 当 $1.5 < \alpha$ 时, 平衡点 O 稳定. 在子图 C, D 中, α 取 0.1, β 从 0 变化到 3. 当 $0 \leq \beta < 0.35$ 时, 有稳定极限环; 当 $0.35 < \beta$ 时, 平衡点 E 稳定, 且随着 β 的增加 x^* 增加, 而 y^* 先增加后减少.

3 结论与讨论

草原毛虫一直存在于高寒草原, 数量相对稳定, 因此, 可以认为植被和草原毛虫稳定于正平衡点 E . 近年来, 由于过度放牧、气候变化、人类不合理活动等原因, 高寒草原严重退化, 继而鼠害猖獗, 进一步促进高寒草原的退化. 在一些地方草原毛虫数量激增, 甚至将植被全部吃光. 高寒草原的退化相当于 α 增加, 由前面分析和图 4 中 A 和 B 可以知道, 这会导致植被生物量和草原毛虫数量都减少. 而现实中的现象是植被少, 草原毛虫多, 因此, 导致现实现象的原因必然有 β 的变化. 现实中, 草原毛虫多, 而 α 的变化是使草原毛虫减少, 所以, 必然是 β 的变化使得草原毛虫数量增加. 从前面的分析和图 4 中 D 可以知道, β 可能有 4 种变化方式: 1) $x^* >$

$\frac{K(r-\alpha)-rp}{2r}$, β 减小; 2) $x^* < \frac{K(r-\alpha)-rp}{2r}$, β 增加; 3) $x^* < \frac{K(r-\alpha)-rp}{2r}$, β 减少, 不出现极限环; 4) $x^* < \frac{K(r-\alpha)-rp}{2r}$, β 减少, 出现极限环(图 5). β 的这 4 种变化方式的每一种和 α 增加的综合作用都可能产生植被生物量减少, 草原毛虫数量增加的结果. 但是还应该注意, 在很多地方, 草原毛虫将植被全部吃光, 即植被的生物量 x 接近于 0. 而 β 的 1)、2)、3) 3 种变化方式都使植被的生物量 x 趋于某个正的常数, 而不是 0, 当 β 按方式 4) 变化时, 出现极限环, 会出现植被生物量很小、草原毛虫数量较大的情况(图 2C). 所以, β 按方式 4) 变化时, 出现的结果与现实情况更一致. 因此, 草原毛虫发生危害的原因是 α 增加、 β 减小, 使得点 (α, β) 跨越了图 3 中曲线 L , 从 L 的右上方移动到 L 的左下方, 正平衡点 E 不再稳定, 产生了极限环. 从图 3 中可以知道 α 的增加使得点 (α, β) 远离 L , 因此, 点 (α, β) 跨越 L 主要是由 β 的减小造成的. 所以, β 的减小是草原毛虫造成危害的主要原因.

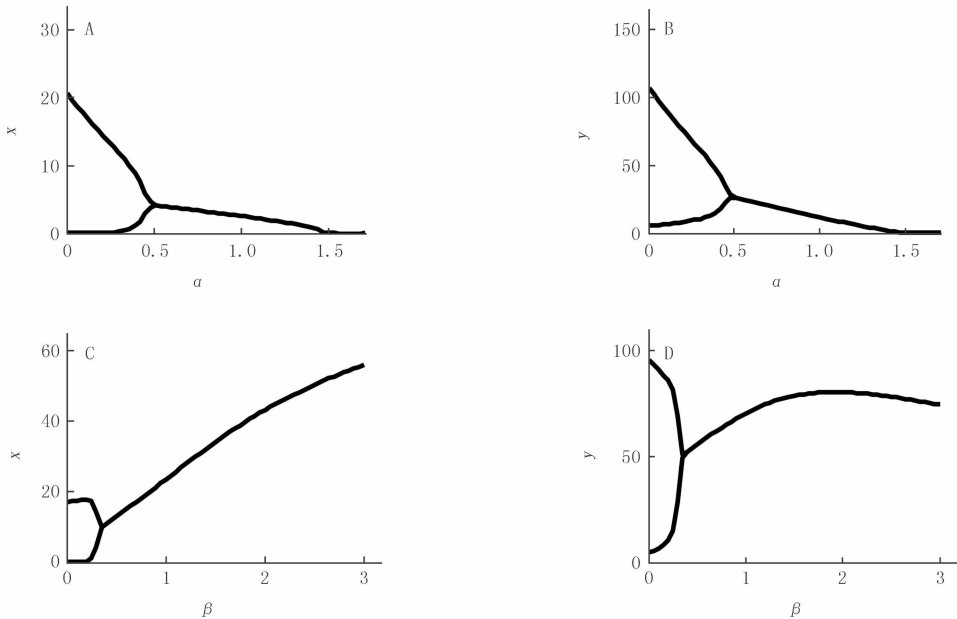


图4 分支图

草原毛虫天敌数量的减少与野外观察是一致的, 青海省河南县在早期灭鼠治虫工作中, 由于大量依赖化学药品, 致使草原毛虫天敌如鸟类、蚂蚁、寄生蝇等数量急剧下降, 造成食物链中断, 加速了草原毛虫的危害^[18].

前面的分析说明由于 β 减小, 正平衡点 E 失稳, 出现极限环, 植被生物量和草原毛虫数量沿极限环大幅度周期变化, 这对于高寒草原是很糟糕的. 从图 2C 可以看出, 植被生物量有时会很很小, 接近于 0. 产草量的减少会妨碍畜牧业的发展, 也会使高寒草原降低其生态功能, 沙化, 退化. 另一方面, 高寒草原生态系统是脆弱的, 而植被生物量和草原毛虫数量的大幅度变化是对这一生态系统的干扰, 如果这种干扰超出生态系统的承受力, 会使生态系统崩溃, 造成更大的危害.

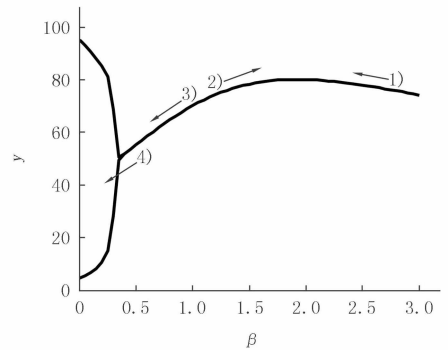


图5 β 的4种变化方式

参 考 文 献

[1] 严林. 草原毛虫属的分类、地理分布及门源草原毛虫生活史对策的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
 [2] 王子成, 祁向前, 马志贵. 河南县草原鼠虫害现状调查[J]. 青海草业, 2004, 13(4): 52-54.

- [3] 马培杰,潘多锋,陈本建,等.草原毛虫对小嵩草草地植被群落的影响[J].草原与草坪,2016,36(5):111-114.
- [4] 马培杰.放牧干扰下草原毛虫对小嵩草草地植被群落的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2016.
- [5] 马培杰,李亚娇,潘多锋,等.牦牛干扰下草原毛虫对小嵩草高寒草甸植物群落特征的影响[J].草业科学,2017,34(4):698-705.
- [6] 邱昌庆,孙应祥,李连森,等.青海省祁连县家畜口腔黏膜溃烂病的调查[J].中国兽医科技,2004,34(10):36-38.
- [7] 刘文清,河生德,尼玛.不同条件下草原毛虫引起放牧家畜口腔炎的危害性调查[J].草业与畜牧,2011(3):58-61.
- [8] 中华人民共和国农业部.全国草原监测报告 2015[M].北京:中华人民共和国农业部,2016.
- [9] 张麒麟,袁明龙.草原毛虫研究现状与展望[J].草业科学,2013,30(4):638-646.
- [10] 杨爱莲.西藏青海部分地区草原毛虫为害严重[J].草业科学,2002,19(5):73.
- [11] 蒲蛰龙.农作物害虫管理数学模型与应用[M].广州:广东科技出版社,1990.
- [12] Mills N J, Getz W M. Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models [J]. Ecological Modelling, 1996, 92(2/3): 121-143.
- [13] 齐蕊,胡包钢.植物昆虫种群动态数学建模研究与展望[J].中国科学,2010,40(增刊):88-103.
- [14] 桂占吉,王凯华,陈兰荪.病虫害防治的数学理论与计算[M].北京:科学出版社,2014.
- [15] 刘汉武,张凤琴,李秋英.草原毛虫种群动态及其成灾原因研究[J].运城学院学报,2016,34(6):1-4.
- [16] 严林,刘振魁,梅洁人,等.草原毛虫蛹期寄生天敌种类初步观察[J].青海畜牧兽医杂志,1994,24(6):15-16.
- [17] 毛玉花,刘晓鹏,雷明霞,等.应用周氏啮小蜂防治草原毛虫的试验[J].甘肃畜牧兽医,2016,46(5):81-82.
- [18] 张生台.河南省草原毛虫危害现状及应对措施[J].草业与畜牧,2008(6):19-20.

The Dynamical Model of Grassland Caterpillar and Vegetation

Liu Hanwu, Zhang Fengqin, Li Qiuying

(Department of Applied Mathematics, Yuncheng University, Yuncheng 044000, China)

Abstract: In this paper, a dynamic model of vegetation and grassland caterpillar is formulated. In this model, multiple factors are considered, such as, grassland caterpillar population's self-regulation according to food supply, controlling of vegetation and grassland caterpillar. The existence and stability of equilibriums and the existence of limit cycle are obtained. The effects of controlling parameters on vegetation and grassland caterpillar is analyzed. And the weakening control to grassland caterpillar might be the main reason of grassland caterpillar population outbreak.

Keywords: food-based self regulation; dynamical model; Hopf bifurcation; outbreak reason

[责任编辑 陈留院]