昆虫种群的一类时空动态模型研究 (A Non-Linear Partial Differential Equation to Describe Spatial and Temporal Changes of Insect Population)

Wenjun Zhang
Sun Yat-Sen University

昆虫种群的一类时空动态模型研究*

张文军，古德祥
(中山大学生物防治国家重点实验室，广东 广州 510275)

摘　要：昆虫种群的时空动态包括种群的数量变化和空间分布变化。根据密度制约性原理，F 推导出描述昆虫种群时空动态的非线性偏微分方程模型。该模型由扩散、迁移、出生及死亡等成分组成。建立了模型的差分解法，也给出模型参数的拟合方法。模型的初始分布确定为二项分布，Poisson 分布，以及负二项分布。给出产生 3 种空间分布的计算方法。给定初始分布类型及参数，由各算法组装的计算机模型可得到初始分布，田间各点各时刻的昆虫数量，以及该时刻的空间分布类型和聚集性。

关键词：昆虫种群；时空动态；非线性偏微分方程；算法；空间分布型
中图分类号：Q95－332　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1008-8873（2001）04-0001-07

关于昆虫种群的动态模型，主要集中在数量动态方面。对空间变化、尤其是时空变化的模型，至今报道较少。重定等[1～3]做过一些较为细致的研究。这类模型未考虑种群的生死过程，以及种群变化过程中的分布型特征。洞悉种群的时空变化，对分析昆虫在田间的扩散迁移规律及昆虫流行病的传播过程有重要意义。为此，作者试图推出一类非线性的偏微分方程模型，并给出综合分析算法，以描述昆虫种群的时空动态过程。

1　种群动态的偏微分方程模型

1.1　偏微分方程

设 $u(x,y,t)$ 为 t 时刻 (x,y) 处的昆虫数量。$J(u)$ 为种群动态，则有 $\partial u/\partial t = J(u)$。一般地，取 $J(u) = a(x,y,t)u + b(x,y,t)$，即得

$$\partial u/\partial t = a(x,y,t)u + b(x,y,t) \tag{1}$$

这里，$b(x,y,t)$ 为昆虫的扩散率。而

$$a(x,y,t) = e(x,y,t) - d(x,y,t) + c(x,y,t) \tag{2}$$

其中，$e(x,y,t)$，$c(x,y,t)$，$d(x,y,t)$ 分别为昆虫的出生速率，迁移速率和死亡速率。代入（1）式，得

$$\partial u/\partial t = b(x,y,t) + c(x,y,t)u + e(x,y,t)u - d(x,y,t)u \tag{3}$$

种群的迁移速率和扩散率与空间的密度变化和昆虫运动性有关。因此，可以令

$$b(x,y,t) = p(x,y,t)(\partial^2 u/\partial x^2 + \partial^2 u/\partial y^2) \tag{4}$$

$$c(x,y,t) = q(x,y,t)(\partial^2 u/\partial x^2 + \partial^2 u/\partial y^2) \tag{5}$$

* **基金项目**：国家自然科学基金重点资助项目（39730030）；教育部留学回国人员科研启动基金资助项目（2000）；广东省自然科学基金资助项目（960057）
收稿日期：2001-03-19；**作者简介**：张文军（1964－），男，副教授；
E-mail：zhangwenjun@scientist.com

式中，$p(x,y,t)$ 为扩散系数，与昆虫运动性有关；$q(x,y,t)$ 为迁移系数，主要代表昆虫对拥挤的反应特性，与昆虫运动性有关。

昆虫的出生速率和死亡速率或与密度有关，或与密度无关。若与密度有关，则密度增大时出生速率降低，即个体的生殖力减小。从而，有下列关系式成立

$$d(x,y,t) = f(x,y,t) + g(x,y,t)u \tag{6}$$

$$e(x,y,t) = h(x,y,t) - k(x,y,t)u \tag{7}$$

式中，$f(x,y,t)$，$h(x,y,t)$ 为与密度无关的死亡速率和出生速率，与物种及环境状况有关。而 $g(x,y,t)$ 和 $k(x,y,t)$ 为拥挤系数，反应数量变化的密度制约效应。

将 (4) ～ (7) 式代入 (3)，可得昆虫种群时空动态的非线性偏微分方程模型

$$\partial u/\partial t = (p(x,y,t) + q(x,y,t)u)\partial^2 u/\partial x^2 + (p(x,y,t) + q(x,y,t)u)\partial^2 u/\partial y^2 - (k(x,y,t) + g(x,y,t))u^2 + (h(x,y,t) - f(x,y,t))u \tag{8}$$

一般情况下，设环境均匀一致，可令 $p(x,y,t) = p(t)$，$q(x,y,t) = q(t)$，$k(x,y,t) = k(t)$，$g(x,y,t) = g(t)$，$k(t) + g(t) = B(t)$，$h(x,y,t) = h(t)$，$f(x,y,t) = f(t)$，$h(t) - f(t) = D(t)$，则得一般的种群时空动态的非线性偏微分方程模型

$$\partial u/\partial t = (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial x^2 + (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial y^2 - B(t)u^2 + D(t)u \tag{9}$$

式中，$p(t)$ 为扩散系数，$q(t)$ 为迁移系数，$B(t)$ 为拥挤系数，$D(t)$ 为物种及环境状况系数。

1.2 偏微分方程差分解法

设昆虫种群所在的田块为矩形域 $G = \{(x,y) \mid 0 < x < F+1, 0 < y < C+1\}$。$W(x,y)$ 为种群的初始分布，$V(x,y,t)$ 为边界条件，T 为模拟终止时间，Γ为边界。则偏微分方程 (9) 的第一边值问题是

$$\begin{cases} \partial u/\partial t = (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial x^2 + (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial y^2 - B(t)u^2 + D(t)u, & (x,y) \in G, 0 < t < T \\ u(x,y,0) = W(x,y), & (x,y) \in G \\ u(x,y,t) = V(x,y,t), & (x,y) \in \Gamma, 0 \le t < T \end{cases} \tag{10}$$

取 h，l 分别为 x，y 方向的步长，τ为时间 t 方向的步长。记 $U_{jk}^n = U(jh, kl, n\tau)$，根据 Peaceman - Rachford 的思想，构造问题 (10) 的差分格式为

$$\frac{U_{jk}^{n+0.5} - U_{jk}^n}{0.5\tau} = (p(n) + q(n)U_{jk}^n)\frac{U_{j-1\,k}^{n+0.5} - 2U_{jk}^{n+0.5} + U_{j+1\,k}^{n+0.5}}{h^2} + (p(n) + q(n)U_{jk}^n)\frac{U_{j\,k-1}^n - 2U_{jk}^n + U_{j\,k+1}^n}{l^2} - B(n)(U_{jk}^n)^2 + D(n)U_{jk}^n$$

$$\frac{U_{jk}^{n+1} - U_{jk}^{n+0.5}}{0.5\tau} = (p(n+0.5) + q(n+0.5)U_{jk}^{n+0.5})\frac{U_{j-1\,k}^{n+0.5} - 2U_{jk}^{n+0.5} + U_{j+1\,k}^{n+0.5}}{h^2} + (p(n+0.5) + q(n+0.5)U_{jk}^{n+0.5})\frac{U_{jk-1}^{n+1} - 2U_{jk}^{n+1} + U_{j\,k+1}^{n+1}}{l^2} - B(n+0.5)(U_{jk}^{n+0.5})^2 + D(n+0.5)U_{jk}^{n+0.5} \tag{11}$$

对该差分格式，用追赶法交替求解[4～6]。

对特定的田块，可取边界条件 $V(x,y,t) = 0$，$h = l = \tau = 1$。F和 C分别为 x 方向和 y 方向的样方数。

1.3 偏微分方程参数解法

作为线性近似，设 $p(t) = a_1 t + b_1$，$q(t) = a_2 t + b_2$，$B(t) = a_3 t + b_3$，$D(t) = a_4 t$

$+ b_4$,代入方程 (9) 并差分化，得差分格式如下

$$\begin{aligned}\frac{U_{jk}^{n+1} - U_{jk}^{n+0.5}}{\tau U_{jk}^{n}} = {} & b_4 + a_4 n\tau - b_3 n\tau U_{jk}^{n} + \\ & b_2\left(\frac{U_{j+1\,k}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{jk}^{n}}{h^2} + \frac{U_{jk+1}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{jk-1}^{n}}{l^2}\right) + \\ & a^2 n\tau\left(\frac{U_{j+1\,k}^{n} - 2U_{j-1\,k}^{n} + U_{j-1\,k}^{n}}{h^2} + \frac{U_{jk+1}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{jk-1}^{n}}{l^2}\right) + \\ & b_1\left(\frac{U_{j+1\,k}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{j-1\,k}^{n}}{h_2} + \frac{U_{jk+1}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{jk-1}^{n}}{l^2}\right)\Big/ U_{jk}^{n} + \\ & a_1 n\tau\left(\frac{U_{jk}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{j-1\,k}^{n}}{h^2} + \frac{U_{jk+1}^{n} - 2U_{jk}^{n} + U_{jk-1}^{n}}{l^2}\right)\Big/ U_{jk}^{n}\end{aligned} \tag{12}$$

式中，$j = 1, 2, \cdots, F$; $k = 1, 2, \cdots, C$; $n = 1, 2, \cdots, T$。用最小二乘法拟合观测数据，可获得参数 $a_i, b_i, i = 1, 2, 3, 4$。

1.3　初始分布及产生方法

设定初始分布为二项分布，Poisson 分布，以及负二项分布。分别代表均匀、随机及聚集 3 种典型类型。二项分布的概率递推式为

$$\begin{aligned} p_r &= q^n & r &= 0 \\ p_r &= (n - r + 1) P p_r - 1/(rq) & r &= 1, 2, \cdots, n \end{aligned} \tag{13}$$

式中，$P = \sum i f_i / (n \sum f_i)$, $q = 1 - P$, $i = 0, 1, 2, \ldots, n$。n 为样方的最大可能虫量，f_i 是虫量为 i 的样方数，$i = 0, 1, 2, \ldots, n$。对 Poisson 分布，其概率递推式为

$$\begin{aligned} p_r &= \exp(-m) & r &= 0 \\ p_r &= m p_{r-1}/r & r &> 0 \end{aligned} \tag{14}$$

其中，m 为虫量均值。在负二项分布中，每样方的集群数呈 Poisson 分布，集群数均值为 $k\ln Q$，每集群内的个体数为对数分布

$$p_r = (1 - 1/Q)^r / (r \mid \ln(1/Q) \mid) \qquad r > 0 \tag{15}$$

此处，$Q = 1 + m/k$, $k = m^2/(s^2 - m)$, m 为虫量均值，s^2 为虫量方差。

设样方总数为 N，则虫量是 r 的样方数为 $\mathrm{int}(p_r + a)$, $r = 0, 1, 2, \cdots, M - 1$，且满足

$$\sum \mathrm{int}(N p_r + a) = N$$

其中，$0 < a < 1$ 的取值使 M 为有限数，int 表示取整，p_r 由 (13) ～ (15) 得到。此后，设定各样方的编码为 $1, 2, \cdots, N$。以随机数发生器产生 $1 - N$ 之间的一个数，如 $V_b{}'$，令 $Q1 = V_b{}'$。除去 $V_b{}'$，对其余 $N - 1$ 个数按先后顺序重新编码，再产生 $1 - N$ 之间的一个随机数 $V_a{}'$。类似地，直到 $Q_N = V_q{}'$。从而，$Q_1, Q_2, \cdots, Q_{\mathrm{int}(p_0 N + a)}$ 中的虫量为 0，样方

$$Q_{\sum \mathrm{int}(p_r N + a) + 1}, \ldots, Q_{\sum \mathrm{int}(p_r N + a)}$$

的虫量为 i, $i = 1, 2, \cdots, M - 1$。其中，对第一项取和，$r = 0, 1, 2, \cdots, i - 1$；对最后一项取和，$r = 0, 1, 2, \cdots, i$。对负二项分布，在每样方中应用该过程。由此，产生一个田间的初始分布 $W(x, y)$。

1.4　分布型和聚集指标

在任一时刻，以二项分布 (13)，Poisson 分布 (14) 和负二项分布描述昆虫种群的田

间分布型。负二项分布的概率递推式为

$$p_r = 1/Q^k \qquad r = 0$$

$$p_r = (k + r - 1) P p_{r-1} (rQ) \qquad r > 0$$

式中，$P = Q - 1$，Q、k 的意义同(15) 式。聚集性判定采用 c 指标、I_δ 指标和 m^*/m 指标[7,8]。

2 模型分析

根据模型 (8)，若昆虫不运动 ($p(x,y,t) = q(x,y,t) = 0$)，则该模型的行为仅决定于内禀出生速率($h(t)$)，内禀死亡速率($f(t)$)，以及拥挤的正反应($g(t)$) 和负反应($k(t)$)。没有生死过程($h(x,y,t) = k(x,y,t) = f(x,y,t) = g(x,y,t) = 0$) 和密度制约效应($q(x,y,t) = 0$)，则模型为一般扩散方程[1,2]。若无生死过程，模型就由扩散($p(x,y,t)$) 和拥挤迁移($q(x,y,t)$) 组成。

以负二项分布为例，设 $m=5$，$s^2=10$，且 $F=5$，$C=5$。由前述方法产生的田间虫量初始分布如下

2	2	4	5	5
4	4	0	5	2
6	8	1	1	10
1	2	5	11	5
5	4	9	2	6

该分布的虫量均值是 4.36，$c = 1.909 > 1$，$m^*/m = 1.208 > 1$，$I_\delta = 1.202 > 1$，属聚集分布，与设定的初始分布类型一致。

模型 (9) 的动态机制较为复杂，这里只就局部区域作一分析。设模型 (9) 中的标准成分为 $p(t) = 0.2$，$q(t) = 0.1/t$，$B(t) = t/750$，$D(t) = 0.5$。模拟终止时间 $T = 20$。依此变动各成分，且每次只变动一个成分值，观察系统的输出，分析虫量均值变化 (图 1)，以及分布类型的转化过程 (表 1)。

根据图 1 和表 1，昆虫运动性 ($p(t)$ 和 $q(t)$) 增强，或昆虫对拥挤的反应($q(t)$) 增强，则种群高峰出现时间晚，种群高峰数量小，另外，均匀分布出现后，随机分布或聚集分布的出现时间晚。反之，种群高峰出现时间早，种群高峰数量大，且均匀分布出现后，随机分布或聚集分布的出现时间早。

死亡速率对拥挤的正反应($g(t)$) 强，或出生速率对拥挤的负反应($k(t)$) 强，则均匀分布维持的时间长，种群高峰数量小，种群高峰出现时间早，虫量均值小。反之，聚集分布维持的时间长，种群高峰数量大，种群高峰出现时间晚，虫量均值也大。内禀出生速率($h(t)$) 大，或内禀死亡速率($f(t)$) 小，则聚集分布维持的时间长，种群高峰数量大，种群高峰出现时间早，虫量均值也大，而且，均匀分布出现后，随机分布或聚集分布的出现时间早。反之，均匀分布维持的时间长，种群高峰数量小，种群高峰出现时间晚，虫量均值也小，且均匀分布出现后随机分布或聚集分布的出现时间晚。

由此可见，上述变化符合昆虫种群动态的一般规律。

表 1　不同成分值对模型输出之分布类型的影响

	t	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
B (t)	t/350	A	U	U	U + S	U	U	U	U	U	U	U
	t/550	A	U	U	S	S + A	S	S + U	U	U	U	U
	t/750	A	U	U	S + A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U + S	U
	t/950	A	U	U	S + A	A	A	A	S + A	S + A	S + U	S + U
	t/1150	A	U	U	A + S	A	A	A	A	S + A	S + A	S
D (t)	0.3	A	U	U	U	U	U	U	U	U	U	U
	0.4	A	U	U	U	S + U	S	S + U	S + U	U	U	U
	0.5	A	U	U	S + A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U + SU	
	0.6	A	U	S + U	A	A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U
	0.7	A	U	S + A	A	A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	S + U
p (t)	0.1	A	U	U	S + A	S + A	S + A	S + U	S + U	U	U	U
	0.2	A	U	U	S + A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U + S	U
	0.3	A	U	U	S + A	A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U
	0.4	A	U	U	S + U	S + A	S + A	S + A	S + A	S	S + U	S + U
	0.5	A	U	U	U	S + U	S	S	S + U	S + U	S + U	U
q (t)	0.06/t	A	U	U	A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U	U
	0.1/t	A	U	U	S + A	A	S + A	S + A	S + U	S + U	U + S	U
	0.15/t	A	U	U	S + U	S + A	S + A	S + A	S + U	S + U	S + U	U
	0.2/t	A	U	U	U	S + U	S + A	S + A	S + U	S + U	U + S	U
	0.25/t	A	U	U	U	U	S + U	S + U	S + U	S + U	U	U

1) A：聚集分布；S：随机分布；U：均匀分布；U + S：均匀分布为主，随机分布为辅；其余类同

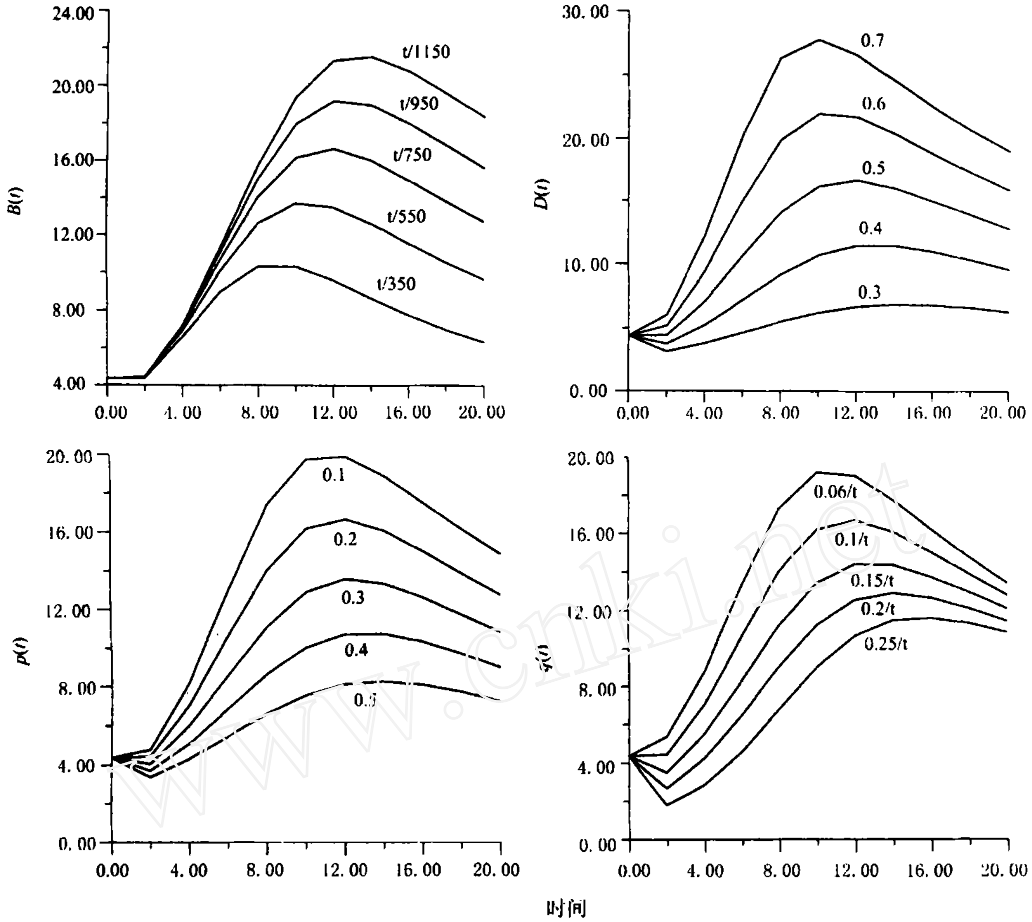

图 1 不同成分值对模型输出之虫量均值的影响

标准成分为 $p(t) = 0.2, q(t) = 0.1/t, B(t) = t/750, D(t) = 0.5$

参考文献:

[1] 邬祥光. 昆虫生态学的常用数学分析方法[M]. 北京:农业出版社,1985.

[2] 赵志模,周远新. 生态学引论[M]. 重庆:科学技术文献出版社重庆分社,1984.

[3] PIELOU E C. Mathematical Ecology (2nd) [M]. New York:John Wiley & Sons,1997.

[4] 南京大学数学系计算数学专业. 偏微分方程[M]. 北京:科学出版社,1978.

[5] 南京大学数学系计算数学专业. 偏微分方程数值解法[M]. 北京:科学出版社,1978.

[6] 武汉大学计算数学教研室等. 计算方法[M]北京:人民教育出版社,1979.

[7] 商鸿生,张文军,井金学. 小麦赤霉病的田间分布型和取样调查方法[J]. 西北农业大学学报,1991,19(增刊):66 - 70.

[8] 张文军,庞义,齐艳红. 昆虫种群流行病的相对聚集性指标与抽样式研究[J]. 中山大学学报(自然科学版),1997,36(5):69 - 73.

A Non-Linear Partial Differential Equation to Describe Spatial and Temporal Changes of Insect Population

ZHANG Wen-jun, GU De-xiang
(State Key Lab for Biocontrol, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Based on the principles of density-dependence, a non-linear partial differential equation, which was used to describe the spatial and temporal dynamics of insect population, was developed as following $\partial u/\partial t = (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial x^2 + (p(t) + q(t)u)\partial^2 u/\partial y^2 - B(t)u^2 + D(t)u$ where $u(x, y, t)$ denotes the population size on the site (x, y) at time t; $p(t)$, $q(t)$, $B(t)$, and $D(t)$ is the coefficient denoting diffusion, translocation, crowding, species and environment respectively. This equation is made of the components as diffusion, translocation, birth, and death. The numerical solution and parameters-fitting algorithm were also given. The initial distribution was determined as binomial distribution, Poisson distribution, and negative binomial distibution. The algorithm to generate initial field distribution was developed. All algorithms and models were organized as computerized model. Given the type of initial distribution and its parameters, the model will output the population size on every site at each time, distribution pattern, and aggregative degree at this time.

Key words: insect population; spatial and temporal dynamics; non-linear partial differential equation; distribution patterns; algorithms

---

创建生态品牌　发展生态经济
——连平县被我会评定为生态县

地处粤北九连山区的连平县, 山青水秀, 环境宜人, 自然资源丰富。在中共连平县委的领导下,“抓好生态工程, 确立生态产业, 创建生态品牌, 发展生态经济”的可持续发展战略已见成效, 生态县规划切实可行。2001 年 6 月 28 日被广东省生态学会评定为广东省生态县, 并于 6 月 29 日挂牌, 以此向党的 80 华诞献厚礼。河源市副市长张育文到会祝贺兼讲话。我会理事长彭少麟和连平县县长余金照为牌匾揭幕。

(张社尧)