

基于生灭过程的二维毒杂草入侵模型的构建及模拟

刘 华¹ 杨 鹏¹ 魏玉梅^{2*} 马 明¹ 冶建华¹

(1. 西北民族大学数学与计算机科学学院, 甘肃 兰州 730030; 2. 西北民族大学实验中心, 甘肃 兰州 730030)

摘要: 为了解我国毒杂草入侵可食牧草的机理, 保护农业和畜牧业的持续发展, 建立二维生灭过程毒杂草入侵模型。以当地可食牧草系统受到外来毒杂草入侵为背景, 建模计算生态系统中的平均生物量和平均续存时间, 并通过计算机模拟方法截取时间截面得到当地可食牧草和入侵毒杂草的空间分布数据, 再进行空间分布类型的假设检验。结果表明, 阻滞作用会限制可食牧草生物量的增长, 使其在达到环境容纳量时不再增长。在对可食牧草加入阻滞项后, 可食牧草由之前的第8个时间点推后到第12个时间点变为聚集分布, 而此时毒杂草从第8个时间点提前到第6个时间点变为聚集分布。在对毒杂草加入入侵项后, 可食牧草变为聚集分布的时间由第8个时间点变为第9个时间点, 而毒杂草变为聚集分布的时间提前了1个时间点, 由第7个时间点变为聚集分布。因此, 可食牧草的阻滞增长和毒杂草的入侵作用均会对种群的空间分布产生影响, 二者均推迟了可食牧草聚集的时间, 同时使得毒杂草变为聚集分布的时间提前。

关键词: 生灭过程; 平衡方程; 续存时间; 种群生物量; 空间模拟; 假设检验

Two-dimensional poisonous weed invasion model based on birth and death process

Liu Hua¹ Yang Peng¹ Wei Yumei^{2*} Ma Ming¹ Ye Jianhua¹

(1. School of Mathematics and Computer Science, Northwest Minzu University, Lanzhou 730030, Gansu Province, China;
2. Experimental Center, Northwest Minzu University, Lanzhou 730030, Gansu Province, China)

Abstract: In order to understand the mechanism of edible pasture invaded by poisonous weeds in China and protect the sustainable development of agriculture and animal husbandry, a two-dimensional poisonous weed invasion model was established. Based on the invasion of local edible pasture system by exotic weeds, the average biomass and mean survival time of the ecosystem were calculated by modeling. The spatial distribution data of local edible pasture and poisonous weeds were obtained by computer simulation method, and then the hypothesis test of spatial distribution types was carried out. The results showed that the edible pasture with block growth would not grow when the environmental capacity was reached. After adding the block growth to the edible pasture, the aggregate distribution time point of edible pasture was pushed from the 8th time point to the 12th time point, and the aggregate distribution time point of poisonous weeds were advanced from the 8th time point to the 6th time point. After adding the invasive item to the poisonous weeds, the aggregate distribution of edible pasture changed from the 8th time point to the 9th time point and the poisonous weed were advanced by a time point. Therefore, the block growth of edible pasture and the invasion of poisonous weeds could affect the spatial distribution of the population, both of which delay the accumulation of edible pastures, and made the time for the aggregation of poisonous weed to advance.

基金项目: 西北民族大学中央高校基本科研业务费资金资助项目(31920180116), 国家民委中青年英才计划((2014)121号), 西北民族大学“双一流”和特色发展引导专项资金资助项目

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: 7783360@qq.com

收稿日期: 2018-11-19

Key words: birth and death process; equilibrium equation; renewal time; population biomass; spatial simulation; hypothesis test

近年来,毒杂草在我国内地牧场的扩散情况日益严重,已造成了严重的生态灾难和经济损失,并随着地区之间日益密切的来往也威胁着各地的生态安全。作为外来入侵的主要生物,毒杂草的传播和入侵与各种经济作物、农作物贸易、农作物种类变迁以及牧草草场的管理息息相关。外来入侵毒杂草,指的是借助人或自然作用而逾越了空间障碍,一般出现在过去或现在的天然牧草区或人工经济牧场。以云南省为例,在1996—2010年的农田杂草野外调查研究中发现云南省外来入侵毒杂草有186种,生物量最多的是菊科和禾本科,分布区域主要集中在滇南和滇中,绝大多数的毒杂草会抢占蔬菜、果树、可食牧草等可用资源,甚至造成毒害牲畜等恶劣影响(申时才等,2012)。毒杂草入侵不仅会危害植物生物的多样性,破坏其生态系统,而且还会危害社会、经济、文化等。许多外来植物的入侵会对经济产生巨大的影响,比如农作物减产、生态系统服务功能瓦解,甚至是疾病暴发等(徐海根等,2004)。全世界每年都花费大量资金用于清除外来毒杂草和购买除草剂(高贤明等,2004)。因此,生物入侵是引起生态系统变化的一个重要组成部分,能够引起栖息地退化、本地植物区系、动物区系和生态系统功能的改变,而且之后随着入侵的强度增加,会造成各种物种的损失(黄红娟和叶万辉,2004)。外来毒杂草的入侵日益受到植物学家的重视。毒杂草入侵受很多随机因素的影响,因此利用随机模型预测毒杂草入侵的情况十分重要。

生灭过程在生态系统研究中有着重要意义,在一个生态系统中,假设对于外来毒杂草的生物量变化只考虑迁入和迁出过程,其入侵形成一个具有强度 λ 的泊松过程,迁出率为 μ 的指数分布(邓永录和梁之舜,1998)。在经典的生灭过程中,状态空间一般是一维的,即只研究1个种群生物量变化(Ross,1989)。刘华等(2016a)建立了2斑块间种群迁移的生灭过程模型,通过加入迁移项与单种群模型对比,得到同生境中2斑块种群的极限期望,进而得到单个斑块内种群续存和灭绝的条件。多斑块毒杂草入侵模型将2斑块的情况扩展到二维网格空间上,研究毒杂草与周围生物量有限的可食牧草之间的入侵关系,刘华等(2018)研究结果表明,在考虑扩

散作用的情况下,毒杂草的空间格局发生了改变,空间扩散作用缩短了由均匀分布变化为聚集分布的时间。而上述研究均基于一维的状态空间,只考虑毒杂草的入侵扩散及空间分布,忽视了毒杂草与可食牧草2个种群同时存在时的生物量变化和空间格局情况。

基于此,本研究拟建立随机模型并在可食牧草的出生率中加入环境阻滞项,分析由可食牧草和毒杂草2个种群组成的二维状态空间。由于在特定的生态系统中,环境资源和空间都是有限的,毒杂草和可食牧草均处在同一个有限的资源环境中以某种合理的方式共存乃至竞争(Adke,1969;Natiello & Solari,2007;Liebhold & Bascompte,2010)。通过建立平衡方程来求解出可食牧草和毒杂草的平均续存时间和生物量,并进行空间分布类型的假设检验,以期了解外来毒杂草入侵当地可食牧草的机理和动态提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究建模的可食牧草种群和毒杂草种群竞争关系主要选自甘肃省肃南裕固族自治县(37°28'~39°49'N,97°20'~102°13'E),该县地形狭长,是一个以天然草场放牧为主的牧业县。肃南县天然草原植被划分为9个类,18个亚类,24个组,29个型(赵忠等,2010)。各类草原的主要建群种可食牧草种类主要有芨芨草、金露梅、紫花针茅、披碱草、针茅、扁穗冰草、早熟禾、杜鹃花属等,毒杂草的种类有火绒草、乳白香青、香唐松、草棘豆、醉马草、狼毒等(赵忠等,2010)。可食牧草种群和毒杂草种群共存现象普遍存在,毒杂草具有入侵可食牧草种群的现象。

计算机模拟采用Matlab 2016a软件编程实现,计算机模拟时设置的参数主要为毒杂草的迁入率和迁出率 λ'_n 和 μ'_n ,可食牧草的出生率和死亡率 λ_m 和 μ_m 以及每个斑块的环境容纳量 K 。 λ'_n 、 μ'_n 、 λ_m 和 μ_m 使用rand命令生成,即参数为服从均匀分布的随机数。

1.2 方法

1.2.1 多斑块毒杂草入侵模型的建立

考虑在一个生态系统中由本地可食牧草和外来毒杂草2个种群组成,假设生境由相互邻接的斑块

组成,在平面上将生境分解成100×100的网格,每个网格作为1个斑块。A斑块中种群为外来入侵种群,A斑块周围有多个斑块与之相邻,相邻斑块分别为B、C、D……斑块;相邻斑块中的种群为不同类型的本地种群,A斑块种群只向与之相邻的斑块入侵,而且当A斑块中的外来种群向周围本地种群斑块入侵的过程中会与其它斑块的本地种群相互竞争资源。根据生灭过程理论,建立外来种群入侵本地生态系统的数学模型。模型将入侵过程的各个阶段看成是生灭过程的状态空间,建立状态之间转移的平衡方程,并解出状态概率,计算种群平均续存时间和平均生物量。在此基础上,考虑本地可食牧草的阻滞增长,通过构建阻滞生灭过程模型,研究种群的生物量以及续存时间。再通过计算机模拟,得到可食牧草在含有阻滞项时的空间分布图和生物量变化图,进而得到毒杂草在有无入侵项时的空间分布图和生物量变化图。

通过生长、繁殖等方法毒杂草增加1个单位生物量所需的时间服从参数为λ的指数分布,且独立于直到下一次生物量减少1个单位的时间;毒杂草每减少1个单位生物量的时间服从参数为μ的指数分布;毒杂草通过种子传播或者繁殖扩散入侵至各个可食牧草的时间间隔分别服从参数率为θ₁、θ₂...θ_n的指数分布,其中λ为出生率,μ为死亡率,θ为迁移率,i为毒杂草的初始时刻生物量,t为时间,则种群生物量的期望为:

$$M(t) = \sum_{s=1}^n \frac{\theta_s}{\lambda - \mu} [1 - e^{-(\lambda - \mu)t}] + ie^{(\lambda - \mu)t}。$$

1.2.2 二维多状态入侵模型的建立

假设毒杂草的生物量变化只考虑个体的迁入和迁出(Chen & Liu, 2003; Wittmann et al., 2012)。其迁入率和迁出率服从λ'_n和μ'_n的泊松过程。可食牧草的生物量变化服从出生率λ_m和死亡率μ_m的泊松过程。即对于毒杂草来说,只考虑其迁入迁出造成的数量变化,而对于可食牧草来说只考虑自己的出生和死亡造成的数量变化。基于1.2.1一维入侵模型,平面网格上的每个斑块中外来毒杂草与本地可食牧草用二维状态(n, m)表示,建立二维多状态入侵模型,其中n为毒杂草生物量,m为可食牧草生物量,共有3种情况:(0, 0)表示毒杂草和可食牧草都灭绝;(n, 0)表示毒杂草生物量为n且可食牧草灭绝;(0, m)表示毒杂草灭绝且可食牧草生物量为m。由于对每个状态而言,系统离开此状态的率等于到达此状态的率,建立状态空间(n>0, m>0)中各状态对应的平衡方程。状态(0, 0)对应的平衡方程为(λ'₀+λ₀)P_{0,0}=μ'₁P_{1,0}+μ₁P_{0,1};状态(n>0, 0)对应的平衡方

程为(λ'_n+μ'_n+λ₀)P_{n,0}=λ'_{n-1}P_{n-1,0}+μ'_nP_{n+1,0}+μ₁P_{n,1};状态(0, m>0)对应的平衡方程为(λ'₁+μ_m+λ'_m)P_{0,m}=μ_{m-1}P_{0,m-1}+μ_{m+1}P_{0,m+1}+μ'₁P_{1,m};状态(n>0, m>0)对应的平衡方程为(λ'_n+λ_m+μ'_n+μ_m)P_{n,m}=λ'_{n-1}P_{n-1,m}+λ_{m-1}P_{n,m-1}+μ'_{n+1}P_{n+1,m}+μ_{m+1}P_{n,m+1}。并且有∑_{n,m}P_{n,m}=1恒成立,其中P_{n,m}为当毒杂草生物量为n且可食牧草生物量为m时的状态概率。求解该方程,得到系统中的种群生物量L=(∑_nn^{λ'₀λ'₁...λ'_{n-1} / μ'₁μ'₂...μ'_n + ∑_mm^{λ₀λ₁...λ_{m-1} / μ₁μ₂...μ_m)P_{0,0},本地可食牧草种群及入侵毒杂草种群在系统中的总平均续存时}}

$$间 W = \frac{\sum_n n \frac{\lambda'_0 \lambda'_1 \dots \lambda'_{n-1}}{\mu'_1 \mu'_2 \dots \mu'_n} P_{0,0} + \sum_m m \frac{\lambda_0 \lambda_1 \dots \lambda_{m-1}}{\mu_1 \mu_2 \dots \mu_m} P_{0,0}}{\lambda'_n + \lambda_m}。$$

1.2.3 含阻滞的二维多状态入侵模型的建立

由于可食牧草在资源有限的环境中不可能无限增长,故当可食牧草生物量增长到一定数量时就停止增长,引入环境容纳量K,令出生率λ_m=β(1-m/K),其中β为与出生率有关的常数,m为可食牧草生物量,当m越来越接近环境容纳量K时,出生率λ_m越来越小,达到环境容纳量K时出生率为0,即不再增长。因此当出生率λ_m=β(1-m/K)时,体现了环境对可食牧草的阻滞增长作用。环境容纳量K为阻滞增长项中的关键参数,所以计算和模拟时用K值体现阻滞作用。根据以上假设,应用生灭过程理论可以求出系统中的种群生物量L=

$$\sum_m m \frac{\prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{\mu K_1})^m}{\sum_{m=1}^{K_1} \prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{K_1})^m + \frac{1}{(K_1 - 1)!}} + \sum_{n=1}^{K_1} \frac{\lambda'_{1n}}{\mu'_{1n} - \lambda'_{1n}}$$

同时,求得种群在系统中的总平均续存时间W=

$$\frac{\sum_m m \frac{\prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{\mu K_1})^m}{\sum_{m=1}^{K_1} \prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{K_1})^m + \frac{1}{(K_1 - 1)!}}}{\sum_{m=1}^{\infty} (1 - \frac{m-1}{K}) \cdot \frac{\prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{K_1})^m K!}{1 + \sum_{m=1}^K \prod_{m=1}^{K_1} \frac{1}{\mu_m} (\frac{\beta}{K_1})^m (m!)}} + \sum_{n=1}^{K_1} \frac{1}{\mu'_{1n} - \lambda'_{1n}}。$$

1.2.4 种群生物量及空间分布情况的模拟

根据建立的多斑块入侵模型、二维多状态入侵模型与含阻滞的二维多状态的入侵模型编写程序,对种群生物量及空间分布情况进行模拟。利用计算机随机生成了出生率和死亡率,可食牧草的出生率加入环境容纳量,其生物量主要由自身的出生和死亡引起变化,毒杂草的生物量由迁入和迁出引起变化。

大部分入侵模型都是根据种群世代数变化来模

拟的,而本研究建立的模型每个斑块的数量变化的时间间隔都是随机的,同一个时间可能斑块处于不同的代数。因此,本研究的模拟算法是通过时间截面来实现的。用 100×100 的网格表示空间斑块,编写模拟程序生成 $100 \times 100 \times 3$ 的三维矩阵,矩阵第1层和第2层分别是可食牧草和毒杂草的生物量,第3层为时间矩阵,截取50个时间截面,初始截面时刻为0,每个时间截面的时间间隔为21.6 s,则第1个时间截面为21.6 s,第50个时间截面1 080 s。

环境容纳量 K 的取值大小体现了环境对可食牧草的阻滞程度,本研究模拟 $K=100 \text{ g/m}^2$ 和 $K=50 \text{ g/m}^2$ 情况下2个种群的空间分布变化情况。第3层矩阵的50个时间截面和第1、2层的数据一一对应,每个时间点都有 100×100 的可食牧草空间分布矩阵和 100×100 的毒杂草空间分布矩阵,选择第3层矩阵的某一个时间截面,再将第1层矩阵对应的可食牧草生物量和第2层矩阵对应的毒杂草生物量数据呈现在二维平面上,得到了可食牧草和毒杂草2个种群的空间分布。

在模拟种群的数量变化中,每隔21.6 s将第1层矩阵中的可食牧草各斑块的生物量加起来得到的可食牧草总生物量,对第2层矩阵进行相同处理,得到毒杂草总生物量。分析当仅考虑毒杂草入侵作用

时,以及含有毒杂草入侵作用与可食牧草阻滞作用($K=100 \text{ g/m}^2$ 和 $K=50 \text{ g/m}^2$)时的可食牧草和毒杂草生物量的变化情况。

利用平均拥挤度指标方法(Lloyd, 1967)、大卫与摩尔方法(David & Moore, 1954)、Morisita's 指标方法(Iwao, 1972)研究可食牧草和毒杂草在50个时间截面时的空间分布类型,包括均匀分布(U)和聚集分布(A)。设3种情况进行:(1)可食牧草无阻滞且毒杂草无入侵;(2)可食牧草有阻滞且毒杂草无入侵;(3)可食牧草有阻滞且毒杂草有入侵;环境容纳量 $K=100 \text{ g/m}^2$ 。以反应可食牧草阻滞作用与毒杂草入侵作用对2个种群空间分布的影响。

2 结果与分析

2.1 不同环境容纳量下种群的空间分布

当环境容纳量 $K=100 \text{ g/m}^2$ 时,随着时间推移,不同时间截面中毒杂草和可食牧草的数量都在逐渐增加,第15个时间截面图可食杂草有较明显的聚集趋势(图1)。当 $K=50 \text{ g/m}^2$ 时,可食牧草的数量增加迅速,第15个时间截面图中数量接近饱和(图2),到第50个截面可食牧草的数量已经完全饱和。空间分布图直观得给出了2个种群的分布情况,但是其分布特征需要通过假设检验方法进一步验证。

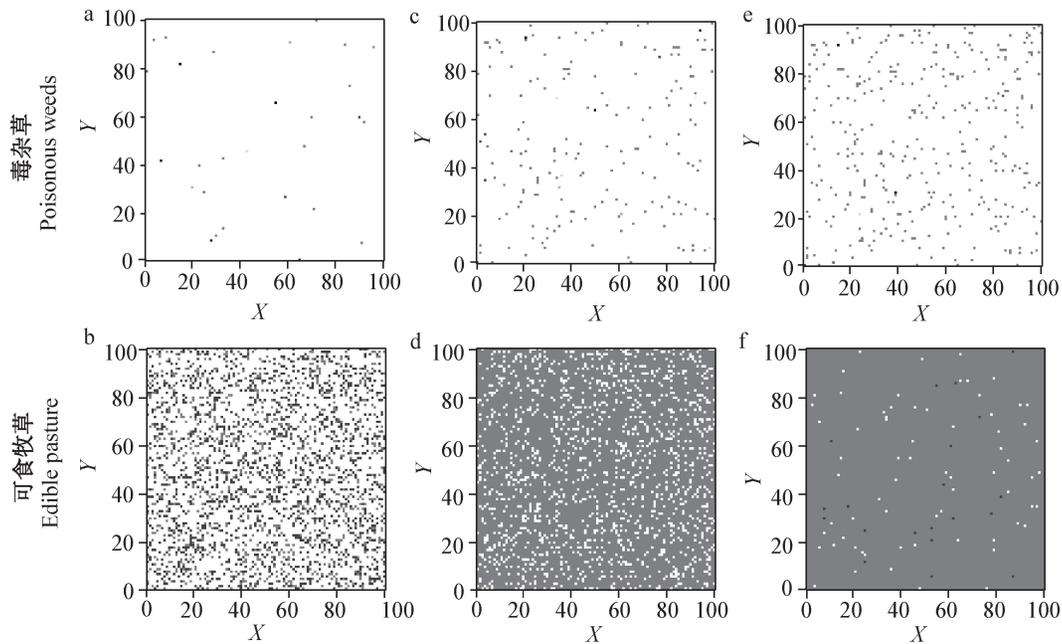


图1 不同时间截面下可食牧草与毒杂草二维空间分布($K=100 \text{ g/m}^2$)

Fig. 1 Two-dimensional spatial distribution of edible pasture at different time points ($K=100 \text{ g/m}^2$)

黑色代表存活,白色代表死亡。分布位置即 100×100 的二维网格坐标点。a、b为第5个时间截面,c、d为第15个时间截面,e、f为第50个时间截面。Black represents survival and white represents death. The position is the 100×100 two-dimensional grid coordinate point. a, b are the 5th time section, c, d are the 15th time section, and e, f are the 50th time section.

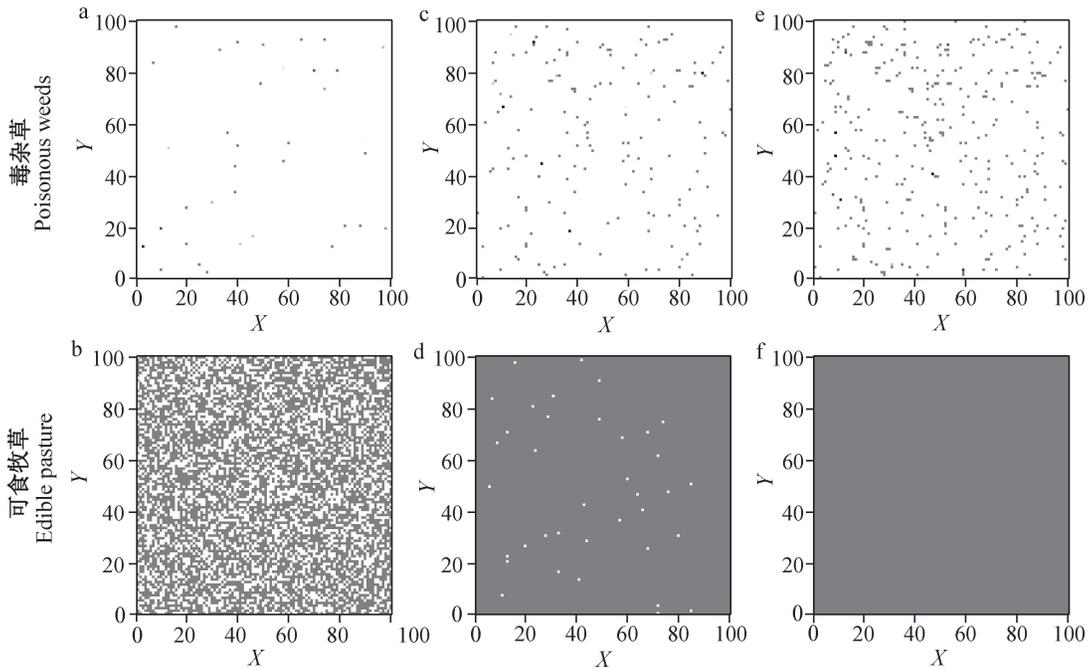


图2 不同时间截面下可食牧草与毒杂草二维空间分布($K=50 \text{ g/m}^2$)

Fig. 2 Two-dimensional spatial distribution of edible pasture at different time points ($K=50 \text{ g/m}^2$)

黑色代表存活,白色代表死亡。分布位置即 100×100 的二维网格坐标点。a、b为第5个时间截面,c、d为第15个时间截面,e、f为第50个时间截面。Black represents survival and white represents death. The position is the 100×100 two-dimensional grid coordinate point. a, b are the 5th time section, c, d are the 15th time section, and e, f are the 50th time section.

2.2 不同环境容纳量下的种群生物量

当不考虑可食牧草的阻滞作用,仅考虑毒杂草的入侵作用时,可食牧草的生物量呈下降趋势,从 100.00 kg/m^2 开始减少,直至灭绝(图3-a);毒杂草的生物量呈先下降而后再线性增长的趋势,最终达到 280.00 kg/m^2 (图3-b)。

当既考虑毒杂草入侵作用也考虑可食牧草中阻滞作用时,在环境容纳量 $K=50 \text{ g/m}^2$ 下,可食牧草生

物量增长到约 915.00 kg/m^2 时基本保持恒定不再继续增长(图4-a);毒杂草生物量在经过一段时间的变化后,也有逐渐稳定在 98.20 kg/m^2 的趋势(图4-b)。当环境容纳量 $K=100 \text{ g/m}^2$ 时2个种群生物量的变化趋势与 $K=50 \text{ g/m}^2$ 时的一致。说明毒杂草入侵作用和可食牧草阻滞作用均为引起2个种群生物量变化的重要因素。

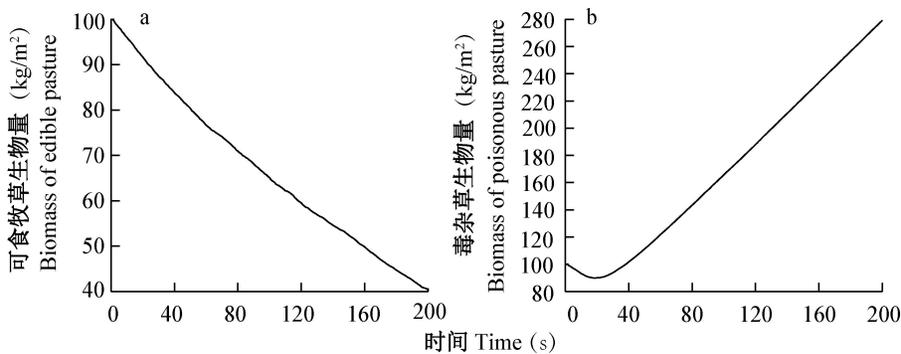


图3 仅考虑毒杂草入侵作用下的可食牧草和毒杂草生物量的变化情况

Fig. 3 Biomass change image of edible pasture and poisonous weeds containing invasive items and unblocked items

2.3 3种情景模拟下种群的空间分布类型

通过3种方法模拟空间分布,每个截面的时间间隔为 21.6 s ,可食牧草的环境容纳量为 $K=100 \text{ g/m}^2$ 。

在可食牧草无阻滞毒杂草无入侵的情况下,3种方法假设检验结果显示在第8个时间点(148.4 s)时,可食牧草的空间分布从均匀分布变为聚集分布;毒

杂草空间分布从第8个时间点(148.4 s)开始由均匀分布变为聚集分布,之后一直维持聚集分布。在可食牧草有阻滞毒杂草无入侵的情况下,3种方法检验结果均显示可食牧草空间分布从第12个时间点(233.2 s)开始由均匀分布变化为聚集分布;毒杂草空间分布经平均拥挤度指标方法和大卫与摩尔指标方法检验结果显示,从第6个时间点(时间为106 s)开始由均匀分布变为聚集分布,而Morisita's 指标

方法结果显示由第5个时间点(84.8 s)就变为聚集分布。在可食牧草有阻滞毒杂草有入侵的情况下,经平均拥挤度指标方法与大卫与摩尔指标方法检验结果显示,毒杂草空间分布由第8个时间点(148.4 s)开始从均匀分布变化为聚集分布,而Morisita's 指标方法则为第7个时间点(127.2 s)开始,对应的可食牧草空间分布分别从第10个时间点(190.8 s)和第9个时间点(169.6 s)从均匀分布变化为聚集分布(表1)。

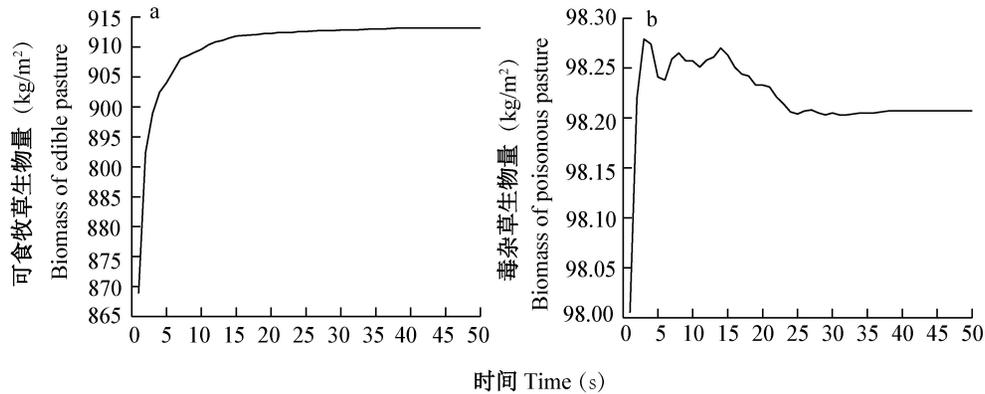


图4 考虑可食牧草阻滞作用和毒杂草入侵作用时可食牧草和毒杂草生物量变化($K=50 \text{ g/m}^2$)
Fig. 4 Changes in biomass over time when edible grasses have blockages and when poisonous weeds have invasive items ($K=50 \text{ g/m}^2$)

表1 3种模拟情况下可食牧草和毒杂草各个时间点的空间分布
Table 1 Spatial distribution of edible pasture and poisonous weeds in three simulation case

模拟情景 Simulation	方法 Method	种群 Population	时间点 Time point																												
			1	...	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	...	50															
可食牧草无阻滞且 毒杂草无入侵 Edible pasture without block growth and poisonous weeds without invasion	平均拥挤度指标 Mean crowding index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A
	大卫与摩尔方法 David & Moore method	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	...	A	
	Morisita 指标 Morisita's index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	A	...	A	
	可食牧草有阻滞且 毒杂草无入侵 Edible pasture with block growth and poisonous weeds without invasion	平均拥挤度指标 Mean crowding index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	U	U	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A	
		大卫与摩尔方法 David & Moore method	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	U	U	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	A	A	A	A	A	A	...	A	
		Morisita 指标 Morisita's index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	U	U	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	A	A	A	A	A	A	A	...	A	
可食牧草有阻滞且 毒杂草有入侵 Edible pasture with block growth and poisonous weeds with invasion		平均拥挤度指标 Mean crowding index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	...	A	
	大卫与摩尔方法 David & Moore method	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	U	A	A	A	A	...	A		
	Morisita 指标 Morisita's index	可食牧草 Edible pasture	U	...	U	U	U	U	U	U	A	A	A	A	...	A	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	A	A	A	A	A	...	A		
	Morisita's index	毒杂草 Poisonous weeds	U	...	U	U	U	A	A	A	A	A	A	A	...	A															

U代表均匀分布; A代表聚集分布。U represents the uniform distribution; A represents the aggregate distribution.

3 讨论

环境阻滞作用和毒杂草的入侵作用是影响生物量变化的主要因素。刘华等(2017)采用微分方程模型和元胞自动机方法研究了毒杂草入侵问题,认为毒杂草的入侵作用是可食牧草生物量变化的主要因素,扩散系数增大时,可食牧草生物量灭绝的可能性大大增加。本研究除了考虑毒杂草的入侵扩散,还研究了可食牧草的阻滞增长。本研究结果显示,在未加入阻滞项时可食牧草的生物量线性减少,最终灭绝,与刘华等(2017)的研究结果一致;但是考虑可食牧草的阻滞增长时,可食牧草生物量总体呈上升趋势,当达到环境承载力时维持稳定;而毒杂草在有入侵扩散项时,总体生物量波动较大,变化较快,当可食牧草的阻滞作用增长时,毒杂草生物量反而逐渐趋于稳定,这说明环境的阻滞作用是影响种群生物量变化的另一个重要因素。如果忽略了可食牧草的阻滞增长,可食牧草首先占有部分资源,而随着毒杂草的生物量逐渐增多,抢夺水分、土壤中的养分等资源,迫使可食牧草的增长率逐渐减小,可食牧草生物量逐渐减少,最终灭绝,而入侵的毒杂草最终暴发,侵占整个草原;考虑可食牧草的阻滞作用时,若毒杂草的生物量有一定优势,可食牧草的阻滞增长作用使可食牧草的生物量趋于恒定,维持相对稳定的数量,致使毒杂草不能完全侵占所有的资源,本地可食牧草没有灭绝,二者形成竞争共存的情况,这也符合大多数实际情况——入侵毒杂草并没有使本地可食牧草灭绝。本研究建立的模型和模拟结果揭示,若毒杂草入侵失败,本地生态系统仍然是由可食牧草占据,若入侵成功,毒杂草与可食牧草在同一生态系统中共存。

种群空间分布类型是种群的基本特征之一,毒杂草空间入侵分布的研究对了解毒杂草和控制毒杂草的滋生和蔓延有很大的实际应用价值。刘华等(2016b;2017)采用确定性模型研究的结果均认为毒杂草的入侵减少了空间分布的聚集程度,模型未详细考虑可食牧草的阻滞作用增长,而其它已有的模型在模拟方法上都是基于代数进行数值模拟,考虑同一代的每个斑块的数量变化和空间格局分布。在自然界中每个斑块的数量变化的时间间隔都是随机的,同一个时间可能斑块处于不同的代数,所以,考虑同一世代数的空间分布特征有一定的局限性。本研究采用时间截面进行模拟,认为可食牧草的阻滞

增长也会影响种群的分布格局,结果显示,可食牧草的阻滞增长和毒杂草的入侵作用均推迟了可食牧草聚集的时间,同时使毒杂草变为聚集分布的时间提前。笔者分析认为,在有阻滞的生态环境中,可食牧草的生物量得以稳定维持在相对平稳的水平,毒杂草的入侵也会受到阻滞作用的制约,对可食牧草续存有正面作用,使得分布相对均匀,延缓了可食牧草的聚集程度。在毒杂草中加入了入侵项后,可食牧草的资源利用变得紧张,这会促使可食牧草的生长更分散,从而能更加有效地利用环境中的资源来促使自身生长,故含有入侵项的毒杂草会推迟可食牧草的聚集时间。

本研究计算出了2个种群的平均续存时间和生物量,结果均是含有增加率和减少率的表达式,故在控制毒杂草入侵时,采取措施减少入侵率,如采取隔离等方法保护本地可食牧草栖息地不受外来毒杂草的侵害,阻隔人为带来的毒杂草入侵;也可以根据实际统计本地可食牧草的出生率和死亡率并对其进行针对性的治理。同时,根据本研究计算所获得的结果,可以对毒杂草和可食牧草的平均生物量和续存时间进行预测,从而对本地生态系统的群落组成有较为宏观的掌控和把握,对毒杂草的治理和可食牧草的保护有一定的指导意义。本研究建立的模型考虑的种群入侵和扩散度在不同方向上的概率均是相等的,而在实际情况中,由于环境和资源量分布不均匀,其入侵会有趋利避害的特性,在各个方向上概率不一定相同。建立更符合实际的生物入侵模型,可以对一定环境下的生态系统结构做出更合理的分析,为政府和有关部门的相关工作提供依据和参考。

参 考 文 献 (References)

- Adke SR. 1969. A birth, death and migration process. *Journal of Applied Probability*, 6(3): 687–691
- Chen AY, Liu K. 2003. Birth-death processes with an instantaneous reflection barrier. *Journal of Applied Probability*, 40(1): 163–179
- David FN, Moore PG. 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany*, 18(1): 47–53
- Deng YL, Liang ZS. 1998. *Random point process and its application*. Beijing: Tsinghua University Press, pp. 80–97 (in Chinese) [邓永录, 梁之舜. 1998. 随机点过程及其应用. 北京: 科学出版社, pp. 80–97]
- Gao XM, Tang TG, Liang Y, Zheng TX, Sang WG, Chen YL. 2004. An alert regarding biological invasion by a new exotic plant, *Flaveria bidentis*, and strategies for its control. *Biodiversity Science*,

- 12(2): 274–279 (in Chinese) [高贤明, 唐廷贵, 梁宇, 郑天翔, 桑卫国, 陈艺林. 2004. 外来植物黄顶菊的入侵警报及防控对策. 生物多样性, 12(2): 274–279]
- Huang HJ, Ye WJ. 2004. Exotic invasion and species diversity. Chinese Journal of Ecology, 23(2): 121–126 (in Chinese) [黄红娟, 叶万辉. 2004. 外来种入侵与物种多样性. 生态学杂志, 23(2): 121–126]
- Iwao S. 1972. Application of the method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Researches on Population Ecology, 14(1): 97–128
- Liebold AM, Bascompte J. 2010. The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. Ecology Letters, 6(2): 133–140
- Liu H, Jin X, Shi L, Jiang R, Wei YM. 2017. Spatial distribution of poisonous weed invasion based on inter-species competition models. Acta Ecologica Sinica, 37(11): 3765–3775 (in Chinese) [刘华, 金鑫, 石磊, 蒋芮, 魏玉梅. 2017. 基于种间竞争模型的毒杂草入侵空间分布模拟研究. 生态学报, 37(11): 3765–3775]
- Liu H, Jin X, Xie M, Jiang R, Ma W, Wei YM. 2016b. Invasion mechanism and space distribution simulation of exotic plant species. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 52(3): 375–379 (in Chinese) [刘华, 金鑫, 谢梅, 蒋芮, 马玮, 魏玉梅. 2016b. 外来植物物种入侵机理及其空间分布模拟. 兰州大学学报(自然科学版), 52(3): 375–379]
- Liu H, Xie M, Jiang R, Wei YM. 2016a. The two grids population migration model based on birth-death process. Journal of Shandong University (Natural Science), 51(8): 84–89 (in Chinese) [刘华, 谢梅, 蒋芮, 魏玉梅. 2016a. 基于生灭过程的两斑块种群迁移模型研究. 山东大学学报(理学版), 51(8): 84–89]
- Liu H, Yang P, Xie M, Ye JH, Ma M, Wei YM. 2018. Multipatches poisonous weeds invasion model and space simulation based on birth and death process. Acta Mathematicae Applicatae Sinica, 41(3): 305–314 (in Chinese) [刘华, 杨鹏, 谢梅, 冶建华, 马明, 魏玉梅. 2018. 基于生灭过程的多斑块毒杂草入侵模型及空间模拟. 应用数学学报, 41(3): 305–314]
- Lloyd M. 1967. Mean crowding. Journal of Animal Ecology, 36(1): 1–30
- Natiello MA, Solari HG. 2007. Blowing-up of deterministic fixed points in stochastic population dynamics. Mathematical Biosciences, 209(2): 319–335
- Ross SM. 1989. Introduction to probability models (10th edition). Beijing: Post and Telecom Press, pp. 268–280 (in Chinese) [Ross SM. 1989. Introduction to probability models (10th edition). 北京: 人民邮电出版社, pp. 268–280]
- Shen SC, Zhang FD, Xu GF, Li TL, Wu D, Zhang YH. 2012. Occurrence and infestation of invasive weed in crop field in Yunnan. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 25(2): 554–561 (in Chinese) [申时才, 张付斗, 徐高峰, 李天林, 吴迪, 张玉华. 2012. 云南外来入侵农田杂草发生与危害特点. 西南农业学报, 25(2): 554–561]
- Wittmann MJ, Hutzenthaler M, Gabriel W, Metzler D. 2012. Ecological and genetic effects of introduced species on their native competitors. Theoretical Population Biology, 84(5): 25–35
- Xu HG, Qiang S, Han ZM, Guo JY, Huang ZG, Sun HY, He SP, Ding H, Wu HR, Wan FH. 2004. The distribution and introduction pathway of alien invasive species in China. Biodiversity Science, 12(6): 626–638 (in Chinese) [徐海根, 强胜, 韩正敏, 郭建英, 黄宗国, 孙红英, 何舜平, 丁晖, 吴海荣, 万方浩. 2004. 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析. 生物多样性, 12(6): 626–638]
- Zhao Z, He Y, Li Q, Jia SF, Yang PY, Jin CF, Yang XL, Sun XY, Li J, Gu ZL, et al. 2010. Grassland investigation in Sunan Yuguor Autonomous County. Acta Prataculturae Sinica, 19(6): 231–247 (in Chinese) [赵忠, 何毅, 李青, 贾生福, 杨鹏翼, 金赐福, 杨学兰, 孙晓云, 李炬, 顾自林, 等. 2010. 肃南裕固族自治县草原资源调查. 草业学报, 19(6): 231–247]

(责任编辑:王 璇)