

Rosenzweig-MacArthur 模型的极限解——

描述捕食者与被捕食者相互作用的一种较有普遍意义的方法

易希璋 刘嘉欣

(山东大学光学系) (南开大学物理系)

在 Volterra 模型中, 略去了捕食者消耗食饵(被捕食者所花费的时间、显然这不符合实际的生态过程)。描述捕食者——被捕食者相互作用的一种具有比较普遍意义的方法为 Rosenzweig 和 MacArthur (1969) 所建立, 考虑方程式

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x) - y\phi(x), \\ \dot{y} &= -ey + K\phi(x),\end{aligned}\quad (1)$$

其中 $f(x)$ 是没有捕食者时食饵 x 的变化率, e 是捕食者死亡率, K 是食饵转化成捕食者的转化率。可以证明, 这一模型的稳定性完全取决于

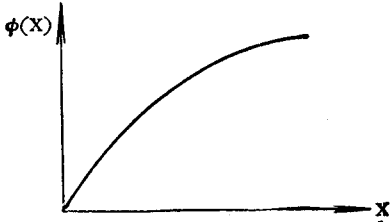


图 1

Holling 所谓的功能性反映曲线 $\phi(x)$ 的形状。图 1 是无脊椎捕食的典型情况, 由于考虑到对每一捕获的食饵有一个处理时间, $\phi(x)$ 可写成

$$\phi(x) = \frac{cx}{1+dx} \quad (2)$$

$c > 0, d > 0$ 为常数。上式十分拟合实验室的结果^[1]。 $f(x)$ 仍取作逻辑斯谛型, 于是 (1) 式成为

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bx^2 - \frac{cxy}{1+dx}, \\ \dot{y} &= -ey + K\frac{cxy}{1+dx},\end{aligned}\quad (3)$$

对 (3) 式的分析结果表明, 在一定参数范

围内存在着极限环分支解。正如 Smith 指出的, 探讨生态系统的稳定性问题, 最有意义的是极限环行动^[1]。但是这种解在通常的分析方法中已经被忽略掉。

一、稳定性分析与极限环的存在性

(3) 式的定态解为

$$\begin{aligned}x_0 &= \frac{e}{Kc - ed}, \\ y_0 &= \frac{1}{c} (1 + dx_0)(a - bx_0),\end{aligned}\quad (4)$$

其动态如图 2。 $\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$ 分别为直线 $x = \frac{e}{Kc - ed}$ 与曲线 $y = \frac{1}{c} (1 + dx)(a - bx)$ 。 $x' = \frac{1}{2} \left(\frac{a}{b} - \frac{1}{d} \right)$ 对应曲线的峰值 $y_{\max} = \frac{1}{2c} \left(a + \frac{b}{d} \right) \left(1 + \frac{ad}{b} \right)$ 由于 x_0, y_0, x' 都必需大于零, 则有

$$\begin{aligned}K &> \frac{d}{c} e \equiv \lambda'' e, \\ K &> \frac{ad + b}{ac} e \equiv \lambda' e, \\ ad - b &> 0,\end{aligned}\quad (5)$$

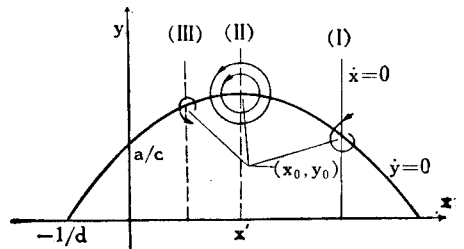


图 2

稳定性判别式为^[2]

$$T = \left[\frac{ad+b}{Kc} - \frac{2b}{Kc-ed} \right] e, \quad (6)$$

$$\Delta = \left[a - \frac{e}{Kc} (ad+b) \right] e,$$

由(5), (6)可得到 $T^2 < 4\Delta$ 。固定参数 a, b, c, d 。调整参数 K, e 可使直线 $x = \frac{e}{Kc-ed}$ 沿 x 轴方向移动。当它在位置(I)时, $T < 0$, $\Delta > 0$, 相应的定态 (x_0, y_0) 是渐近稳定焦点, 这种状态通常可用来描述生态过程。在位置(II), $T = 0$, $\Delta > 0$, (x_0, y_0) 为中心点。在位置(III), $T > 0$, $\Delta > 0$, (x_0, y_0) 为不稳定焦点。这种状态显然不具有任何生态学意义, 因此在通常的分析方法中不予考虑。但是按照分支点理论^[2], 当定态 (x_0, y_0) 从渐近稳定焦点 $\rightarrow$ 中心点 $\rightarrow$ 不稳定焦点时, 在分支点(实际是一条临界线, 见图3)

$$x' = x_0 \text{ 或 } K = \frac{d}{c} \cdot \frac{ad+b}{ad-b} e = \lambda e, \quad (7)$$

上将出现新的状态——极限环分支解, 它不同于原来的不稳定焦点。在 (K, e) 平面中, 系统的稳定性区域分布如图3

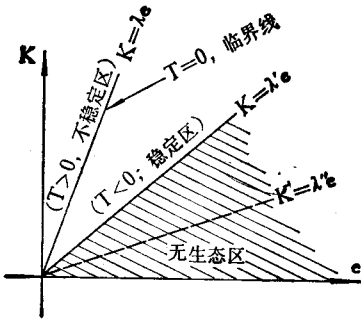


图 3

可以证明, 对于参数 a, b, c, d 的任何值恒有; $\lambda' > \lambda''$ 。另一方面, 为了获得稳定区必需: $\lambda > \lambda'$, 这相当于要求条件

$$b > d(a-1), \quad (8)$$

成立。

二、构造极限环分支解

既然(3)式的极限环解存在, 因此在分支点附近可将其表示成收敛的富氏级数。为了进

行下面的运算, 这里采用了广义函数意义下的富氏展开式, 见文献^[3]。

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \sum_{-\infty}^{\infty} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} e^{in\omega t}, \quad x_n^* = x_{-n}, \\ y_n^* = y_{-n} \quad (9)$$

将(9)代入(3)并利用函数组 $e^{in\omega t}$ ($-\infty < n < \infty$) 的正交性可得到

$$n = 0;$$

$$-i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} n x_n x_{-n} = a x_0 + (ad-b) \sum_{-\infty}^{\infty} x_n x_{-n}$$

$$-bd \sum_{-\infty}^{\infty} \sum_{-\infty}^{\infty} x_n x_{m-n} x_{-m} - c \sum_{-\infty}^{\infty} x_n y_{-n},$$

$$-i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} n x_n y_{-n} = -e y_0 + (Kc - ed)$$

$$\times \sum_{-\infty}^{\infty} x_n y_{-n},$$

$$n = 1;$$

$$i\omega x_1 + i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} (1-n) x_n x_{1-n}$$

$$= a x_1 + (ad-b) \sum_{-\infty}^{\infty} x_{1+n} x_{-n}$$

$$-bd \sum_{-\infty}^{\infty} \sum_{-\infty}^{\infty} x_{1+n} x_{m-n} x_{-m}$$

$$-c \sum_{-\infty}^{\infty} x_{1+n} y_{-n},$$

$$i\omega y_1 + i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} (1-n) y_{1-n} x_n$$

$$= -e y_1 + (Kc - ed) \sum_{-\infty}^{\infty} x_{1+n} y_{-n},$$

$$n = -1;$$

$$-i\omega x_{-1} - i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} (1+n) x_n x_{-1-n}$$

$$= a x_{-1} + (ad-b) \sum_{-\infty}^{\infty} x_n x_{-1-n}$$

$$-bd \sum_{-\infty}^{\infty} \sum_{-\infty}^{\infty} x_{-n-1} x_{n+m} x_{-m}$$

$$-c \sum_{-\infty}^{\infty} x_n y_{-n-1},$$

$$-i\omega y_{-1} - i\omega d \sum_{-\infty}^{\infty} (1+n)x_n y_{-1-n} \quad \simeq \pm \sqrt{\Delta} = \omega^{\pm}, \quad (14)$$

对应于 $\omega^{\pm}$ 的本征矢量为

$$\begin{pmatrix} x_1^{\pm} \\ y_1^{\pm} \end{pmatrix} = \frac{1}{\sqrt{1+\alpha}} \begin{pmatrix} \frac{1}{\sqrt{2}}(1+i) \\ \sqrt{\frac{\alpha}{2}}(\pm 1 \mp i) \end{pmatrix}, \quad (15)$$

$$\text{其中 } \alpha = \frac{\Delta}{K^2 e^2}$$

将(15)代入(9)得到极限环分支解为

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} x^{\pm} \\ y^{\pm} \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} + \frac{1}{\sqrt{1+\alpha}} \\ &\times \begin{pmatrix} \frac{1}{\sqrt{2}}(1+i) \\ \sqrt{\frac{\alpha}{2}}(\pm 1 \mp i) \end{pmatrix} e^{i\omega^{\pm}t} + \frac{1}{\sqrt{1+\alpha}} \\ &\times \begin{pmatrix} \frac{1}{\sqrt{2}}(1-i) \\ \sqrt{\frac{\alpha}{2}}(\pm 1 \pm i) \end{pmatrix} e^{-i\omega^{\pm}t} \end{aligned} \quad (16)$$

ω^+ , ω^- 分别为两个极限环分支的角频率(一次近似)。

三、结果与讨论

(i) 上述结果表明, 当调整参数 K, e 使直线 $x = \frac{e}{Kc - ed}$ 从位置 (I) $\rightarrow$ (II) $\rightarrow$ (III) 时, 系统中原来的稳定状态将失去稳定性。同时产生两个新的状态(分支), 它们是以确定的角频率 $\omega = \sqrt{\Delta}$ 沿相反方向转动的极限环过程。至于系统究竟处于两个可能状态中的那一个状态, 这是一个随机过程, 它不可能利用决定论方法来回答^[2]。

(ii) 为了获得稳定区必须有(见(8)式);

$$b > d(a-1),$$

如果 $a < 1$, 对参数 b, d 的任何取值上式总是被满足的, 因此解除了对于参数的限制。但是当 $a > 1$ 时, 参数 a, b, c 必须满足(8), 否则系统将不存在稳定区域。

(iii) 当取高于一次的修正时, 将得到非线性

上式是定义在 l_2 空间中的非线性齐次方程组, 每一组解对应于 l_2 中的一点^[4], 它的一般解可由计算机作出。为了对极限环解的性质作初步探讨, 这里仅考虑一次修正。

$$n = 0;$$

$$0 = ax_0 + (ad - b)x_0^2 - bdx_0^3 - cx_0y_0, \quad (10)$$

$$0 = -ey_0 + (Kc - ed)x_0y_0$$

$$n = 1;$$

$$i\omega(1 + dx_0) \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} a + 2(ad - b)x_0 - 3bdx_0^2 - cy_0, & -cx_0 \\ (Kc - ed)y_0, & -e + (Kc - ed)x_0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}, \quad (11)$$

$$n = -1;$$

$$-i\omega(1 + dx_0) \begin{pmatrix} x_{-1} \\ y_{-1} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} a + 2(ad - b)x_0 - 3bdx_0^2 - cy_0, & -cx_0 \\ (Kc - ed)y_0, & -e + (Kc - ed)x_0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} x_{-1} \\ y_{-1} \end{pmatrix}, \quad (12)$$

由(11), (12)可得到 $x_1^* = x_{-1}, y_1^* = y_{-1}$ 。因此只需求解(11)与(12)中的一个方程。例如(11)。将(4)代入(11)得

$$i\omega \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} = \hat{A} \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}, \quad (13)$$

其中

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} \left(\frac{ad+b}{Kc} - \frac{2b}{Kc-ed} \right) e, & -\frac{e}{K} \\ aK - \frac{e}{c}(ad+b), & 0 \end{pmatrix},$$

(13)是本征型方程, 其本征值为(在分支点附近)

$$\omega^{\pm}(T) = \frac{1}{i} \frac{1}{2} (T \pm \sqrt{T^2 - 4\Delta})$$

性的本征型方程。这种方程可以存在着多于两个的本征解,即相应于多个分支解。估计这些分支的振幅可能比一次修正结果的振幅小很多。

本文是在上海生化所徐京华先生及其领导的小组的指导和帮助下完成的,顺致谢忱。

参 考 文 献

[1] J. M. 史密斯:《生态学模型》,科学出版社,1979年。

[2] Nicolis, G.: *Self-Organization in Nonequilibrium Systems*, 1977。

[3] M. J. 莱特希尔:《富里叶分析与广义函数引论》,科学出版社,1965年。

[4] B. N. 索伯列夫:《泛函数分析概要》,科学出版社,1955年。

[本文于1981年3月20日收到]

矽尘对肺细胞超微结构和功能影响的研究

殷 玲 豫

(山东省医学科学研究所)

有关矽肺的发病机制问题,国内外曾在矽肺的纤维化,矽肺病理和免疫学方面开展过一些工作。国内目前报道多为体内实验。1970年我们用人胚肺单层细胞培养进行了矽肺药物的筛选,本文在此基础上用体外细胞培养和细胞化学的方法,作了矽尘对肺细胞超微结构和功能影响的观察,以便探讨矽肺的发病问题。

一、实验材料与方法

1. 细胞来源 人胚肺原代细胞。

2. 培养液 小牛血清20%,0.5%水解乳蛋白79%及抗菌素1%(内含青霉素10,000单位/毫升,与链霉素10,000微克/毫升)组成,至于各种溶液的配方详见文献^[1]。为了便于作细胞化学测定,培养液无酚红。

3. 实验细胞的制备 将离体6小时以内的人胚用1:1000新洁尔灭溶液浸泡洗涤,用2.5%碘酒消毒,在无菌室内解剖,取出肺脏置于无菌培养皿中,用Hank's液洗涤2—3次,剪碎放入无菌三角烧瓶,加0.25%胰酶调整pH为7.6—7.8并用37℃水浴消化20分钟,取出弃去胰酶,再用Hank's液洗去残留的胰酶,去上

清液,用滴管吹打使悬液均匀,之后加入适量培养液,接种于细胞培养皿中,静置在37℃温箱中培养3—4天,待长成单层后备用。

4. 矽尘配制 矽尘系化学纯,含SiO₂98%以上,颗粒:1—2微米,配制于培养液中,每个培养瓶内粉尘浓度分别为50微克/毫升,100微克/毫升,150微克/毫升。

5. 结果 加入矽尘48小时后观察细胞病变及其程度,制备电镜标本并作细胞和培养液化学成分的测定。

6. 肺细胞电镜标本制备 本实验用体外培养单层肺细胞作原位固定包埋,用锇酸蒸气固定,考虑要求切割性能良好,用甲丁酯包埋,在解剖镜下选好标本用瑞典LKB4800型超薄切片机切片,所有超薄切片均用醋酸铀及柠檬酸铅染色,用Hu-LLA型电镜(日本日立公司产),作透射观察摄片。

7. 肺细胞化学 细胞总蛋白用Folin-Ciocalten酚试剂测定^[2]。用酪氨酸作标准,并折算出相当于清蛋白之量,糖类用蒽酮法^[3]乳酸用Barker-Summerson法^[4]测定。所有数值均以细胞蛋白质10毫克为基础。