

物种对资源竞争的动力机制及数值模拟

梁仁君^{1,2,3}, 林振山^{1,2,*}, 韩洪凌³, 陈成忠^{1,2,3}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046; 2. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210046;
3. 山东临沂师范学院环境与旅游学院, 临沂 276005)

摘要:建立了集合种群物种在两个斑块中对资源竞争的数学模型, 并进行了数值模拟实验, 结果表明: (1) 通过 R^* 来预测竞争物种的结局, 存在几种可能性: 一是具有低 R^* 值的物种竞争取代高 R^* 值的物种; 二是具有不同 R^* 值的物种, 甚至是具有相同 R^* 值的物种也存在共存的可能性; 三是具有高 R^* 值的物种也可以竞争排斥低 R^* 值的物种, 结论存在不确定性。 (2) 竞争物种的随机迁移形成了源-汇结构, 对物种竞争共存具有促进作用, 但弱的资源利用者 (较高的 R^*) 的迁移率不宜过高。 (3) 在种群统计率相同的条件下, 资源增长率差异越大, 越不利于消费者物种的共存; 若种群统计率不相同, 在资源增长率相同的情况下, 物种共存又是不可可能的, 在自然界中, 物种共存需要资源增长率的差异。 (4) 不同类型的资源增长对竞争物种的稳定性的影响是不同的。

关键词:集合种群; 资源竞争; R^* ; 模型; 数值模拟

文章编号: 1000-0933(2007)12-5390-08 中图分类号: Q141, X24 文献标识码: A

The mechanism and numerical simulation of species competing for resource

LIANG Ren-Jun^{1,2,3}, LIN Zhen-Shan^{1,2,*}, HAN Hong-Ling³, CHEN Cheng-Zhong^{1,2,3}

1 College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

2 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210046, China

3 College of Environment and Tourism, Linyi Normal University, Linyi 276005, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5390 ~ 5397.

Abstract: Resource-based models of species competition have been introduced recently as an alternative to the classical theory based on the Lotka-Volterra methodological approach to species competition. Considering the resource-based species competition where species growth is restricted by resource availability, simple mathematical models are proposed to investigate the coexistence of two consumers using single finite resources distributed over distinct patches with uneven growth rates. We analyze the equilibrium state and the competing mechanism and make numerical simulation to obtain the following results. (1) By predicting the outcome of species competing for resource by R^* , some probabilities do exist. Firstly, species with a lower R^* can exclude the one with a higher R^* ; secondly, species with the same R^* or not may expect coexistence; thirdly, species with a higher R^* may also exclude the one with a lower R^* . The conclusion, however, is not so assured. (2) The between-patch movement enable the more efficient consumer to move to patches with high resource growth rates, which eventually become sources, while low-growth-rate patches effectively become sinks; the source-sink structure facilitates the coexistence of competitive species, while the inferior exploiter allows less migration. (3) At identical

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40371108, 40371044); 国家十五“211”工程重大资助项目

收稿日期: 2006-10-27; 修订日期: 2007-08-23

作者简介: 梁仁君(1963~), 男, 山东威海人, 博士生, 副教授, 主要从事生态资源研究. E-mail: liangrenjun@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by China NSF (No. 40371108, 40471003); China National “211” Key Project

Received date: 2006-10-27; **Accepted date:** 2007-08-23

Biography: LIANG Ren-Jun, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in ecology and resource. E-mail: liangrenjun@163.com

population demographic rate, the more different resource growth rate is, the less favorable for species coexistence; while at different population demographic rate, the greater difference of resource growth rate is more likely to facilitate the coexistence. In the nature, species coexistence requires different resource growth rate. (4) Distinct resource growth varies its effect on the stability of competitive species.

Key Words: metapopulation; resource competition; R^* ; model; numerical simulation

物种竞争共存与排斥机制是生态学研究的重要课题之一,传统的竞争排斥原理认为,如果不出现生态位分化,完全相同的两个竞争物种就不能稳定共存于同一生境中。但是在自然界中根本就不存在完全相同的物种,因此,许多研究者认为过去高估了竞争排斥对物种共存的影响^[1]。种间竞争的 Lotka-Volterra 模型能对物种竞争进行一些有益的探索,该模型在生态学发展历史上占据非常重要的地位,根据初始条件的不同可以产生不同的结果:竞争排斥和稳定共存^[2]。在此基础上,自 20 世纪 20 年代以来在相关文献中出现了许多物种竞争的模型,这些模型主要是根据竞争系数变量来描述物种之间的相互作用^[3]。至 70 年代中期以资源消费为基础的资源竞争理论悄然兴起,当时人们设计了各种不同的消费者-资源模型^[2]。到了 80 年代,在 Tilman 等^[4~6]研究工作的基础上人们又提出了一种新的方法,这种方法主要是以物种之间的资源竞争模型为基础的,并利用竞争物种的资源需求来预测物种竞争的结果。这种基于资源竞争模型的方法的主要理论还是竞争排斥原理。该原理认为,当多物种竞争一种有限的资源时,在没有干扰的生境中在平衡条件下具有最低资源需求(R^*)的物种将竞争取代所有其他的物种^[2,3],即所谓的 R^* -法则。但早期的资源竞争理论主要是以 Monod 和 Droop 方程为基础发展起来的^[7],是以恒化器模型为基础的。近些年来,由于人类不合理的经济活动造成景观格局的破碎化,使得大量的物种栖息于斑块状的生境中,因此,集合种群理论的研究得到了快速的发展,出现了集合种群物种对资源竞争的数学模型^[4,5,8~12]。在这些模型中资源的供应在空间上是变化的。这些研究结果显示,集合种群中个体的迁移扩散能改变种间竞争的全局结果,即使局域灭绝发生,通过隔离斑块之间的迁移,区域共存是可能的。近几年来,随着计算机技术的广泛应用,资源竞争的空间及数值模拟实验研究开展的如火如荼。

尽管如此,由于竞争的复杂性,目前尚无完善的资源竞争理论。在目前的研究中,对物种竞争共存的平衡态边界条件研究的较多,对种群的动力预测研究的相对少些;在理论研究和实验检验方面还存在明显的不足;类似的研究在国内较少见到。本文将建立两个斑块中两个集合种群物种对资源竞争的一般模型,同时考虑不同斑块之间物种迁移的影响。这里的两个集合种群可以是各种不同类型的种群,资源也可以包括无机的(如各种营养元素等)和有机的(如微生物、植物及被捕食的动物等),所以该模型具有普适性。

1 物种对资源竞争的数学模型

MacArthur 在 20 世纪 70 年代初提出了著名的资源竞争模型^[13,14],在这个模型中,具有线性功能和数字化响应的消费者物种在每个斑块内竞争一种单一资源。Abrams 等^[15]在此基础上提出了两个种群、两个斑块的资源竞争模型,他们所作的大多数分析中假设资源具有指数或是 Logistic 增长的特点。但他们对消费者个体在斑块之间的迁移对资源的消耗的研究存在明显的不足,同时没有对种群动态做出动力预测。本文提出的物种对资源竞争的模型为:

$$\begin{aligned}\frac{dR_a}{dt} &= f_a(R_a) - \sum_{j=1}^n [(1 - c_i)N_{ia} + c_iN_{ib}]a_iR_a \\ \frac{dR_{ia}}{dt} &= e_ia_i[(1 - c_i)N_{ia} + c_iN_{ib}]R_a - d_i[(1 - c_i)N_{ia} + c_iN_{ib}] \\ \frac{dR_b}{dt} &= f_b(R_b) - \sum_{i=1}^n [1 - c_i]N_{ib} + c_iN_{ia}]a_iR_b\end{aligned}$$

$$\frac{dN_{ib}}{dt} = e_i a_i [(1 - c_i) N_{ib} + c_i N_{ia}] R_b - d_i [(1 - c_i) N_{ib} + c_i N_{ia}] \quad (1)$$

这里, R_j 为斑块 j 上的资源密度 ($j = a, b$), N_{ij} 为斑块 j 上消费者物种 i 的密度 ($i = 1, 2$), $f_j(R_j)$ 是资源增长函数, 通常采用指数增长或 Logistic 增长形式, c_i 是消费者物种 i 的迁移扩散能力, a_i 是消费者物种 i 对资源的侵占 (或进攻) 率, e_i 是物种 i 对资源的转化率, d_i 是物种 i 的死亡率。模型 (1) 中 $[(1 - c_i) N_{ia} + c_i N_{ib}]$ 表示消费资源 R_a 的物种 N_i 的比例。

2 单一斑块中物种对资源的竞争

根据 Abrams 和 Wilson^[15] 的假定, 资源增长函数采用 $f_j(R_j) = r_j R_j$ 的形式。在模型 (1) 中, 如果 $c_i = 0$, 那么两个斑块是独立的, 模型平衡态的解为, $R_j^* = d_i / (a_i e_i)$, $r_j = \sum_{i=1}^2 a_i N_{ij}^*$ 。在这种情况下, 物种竞争共存是不可能发生的, 高效消费者物种 (具有较低的 R^*) 竞争排斥低效消费者物种 (具有较高的 R^*)。假设消费者物种 1 有较低的 R^* 值 (即, $R_1^* < R_2^*$), 每个斑块中平衡态的资源密度为 $d_1 / (a_1 e_1)$, 消费者物种 2 受到排斥 (图 1, 参数值依据文献^[15])。因为设置的参数相同, 所以这时的两个斑块的资源及物种的演化动态完全一样, 资源及消费者物种 1 的密度出现周期性震荡的阻尼运动。由于消费者对资源消耗产生的时滞效应, 物种密度的相位稍落后于资源密度, 二者表现为高度的正相关关系, 从三维相空间看, 在 $R-N_1$ 平面上形成了似极限环的周期解。形成这种现象的机制是资源和消费者物种之间内在的负反馈关系。物种 2 由于对资源的转化率低, 经过一段时间以后就趋向于灭绝 (种群密度小于 10^{-5} 被视为灭绝^[16~20])。经过多次的模拟试验发现, 在不同的参数取值下 (比如, 资源增长率或资源及种群初值的不同), 尽管可能导致循环周期不同 (资源增长率越大, 循环周期越短), 但竞争的结局不会改变。更一般地, 若 $R_1^* < R_2^* < \dots < R_n^*$, 根据竞争取代原理, 具有最低 R^* 的物种 1 在平衡态将取代所有其他物种^[4,5]。

依照 R^* -法则的物种竞争取代是一个长期的平衡过程。在系统演化的初期, 具有较高 R^* 的物种往往比具有较低 R^* 的物种有较快速的增长, 但随着时间的推移, 低 R^* 的物种使资源降低到不足以维持高 R^* 物种存活水平, 高 R^* 的物种最终被取代, 其物种密度经过长期的演化接近于 0。因此, 高 R^* 物种比低 R^* 物种趋向于快速生长, 但最终被慢速生长的物种所取代^[3]。

3 两个斑块中集合种群物种对资源的竞争

3.1 指数资源增长

资源增长仍然沿用上面的假定, 但现在假设消费者物种的迁移率比较大, 两个斑块具有不同的资源增长率特性。那么, 较高资源增长率的斑块必然具有比消费者物种的 R^* 值大的平衡态资源密度的性质, 而较低资源增长率的斑块具有低于 R^* 值的资源密度, 也就是说, 具有快速资源增长的斑块是一个源 (source), 而具有低资源增长的斑块是一个汇 (sink)^[21]。陈利顶等^[22] 认为, 对于生物多样性保护来说, 能为目标物种提供栖息环境、满足种群生存基本条件, 以及利于物种向外扩散的资源斑块, 可以称为“源”景观; 不利于物种生存与栖息、以及生存有目标物种天敌的斑块可以称为“汇”景观。环境的源-汇结构是模型中的消费者随机迁移行为的结果, 在更快速资源增长的斑块上有更多的消费者个体存在, 如图 2 所示。模拟实验中我们假设每个斑块上的两个物种具有完全相同的参数性质, 不同的是两个斑块的资源增长率。从密度分布曲线和相空间图上都可以看出, 斑块 a 上的物种密度比斑块 b 上的要大, 这就意味着有净的消费者个体从该斑块中迁出。所以, 当考虑物种迁移时, 每个斑块上的两个种群的物种共存是可能的。

假定资源在每个斑块上呈指数增长, 其在斑块 a, b 上的内禀增长率则分别为 $r_a = r(q+1)/q$, $r_b = r(q-1)$ 。 r 是斑块具有的平均内禀增长率, q 是斑块之间内禀增长率均匀性的度量指标, $q \geq 1$, 当 q 值很大时, 两个斑块上资源的内禀增长率接近 r (也就是说增长率变得均一); 当 $q = 1$ 时, $r_a = 2r$, $r_b = 0$, 表示资源 R 在斑块 a 上生长的特别好, 而在斑块 b 上无法生长。图 3 是 q 取 3 个不同的值时两个斑块上的资源及消费者物种密度变化的数值模拟实验^[15], 目的是考察资源增长率的空间异质性对竞争系统的影响。通过反复的数值模拟实

验发现,在种群统计率(a_i 、 e_i 和 d_i) 相同的情况下,资源增长率差异越大,越不利于消费者物种的共存,低资源增长率斑块中的物种灭绝;若种群统计率不相同,在资源增长率相同的情况下,种群共存是不可能的,在自然界中,这种情况是真实的,因此种群的共存需要资源增长率的差异^[15]。

3.2 Logistic 资源增长

Logistic 增长意味着在模型(1)中的 r_j 是资源密度的线性减函数,以 $r_j(1 - R_j/K_i)$ 取代 r_j 。在指数资源模型中描述的允许共存的基本机制在 Logistic 资源模型中以同样的方式起作用。从图 4 的数值模拟结果看,当资源的承载力较小时,经过一段时间的竞争,无论是资源还是消费者物种的密度都达到一个稳定的平衡态,消费者物种能稳定地共存于两个斑块中。随着资源承载力的增加,资源和消费者物种的密度都开始出现阻尼震荡,数值解出现了似极限环,因此,Logistic 模型在承载力非常大时接近指数资源增长模型^[15]。

4 讨论与结论

4.1 2-斑块模型的扩展

很明显,两个斑块系统不能充分地反映所有系统的普遍性,因此,提出以下科学问题:多消费者物种在多斑块中对资源的竞争情形如何? 将两个斑块的模型扩展到多斑块,并将两个消费者物种扩展到多个物种,通过数值模拟实验发现,多物种在多斑块中通过对资源的竞争是可以实现共存的。Wilson 和 Abrams 论证了在 20-斑块模型中的共存。Li 等^[23~25] 也研究了两个物种在多个斑块上的共存问题。另外, Li 等^[26,27] 还研究了 3 个和 4 个物种竞争 3 种资源的情况,研究得到:竞争能产生以周期循环形式的物种共存,而且共存物种的数量在持续均匀的环境中能超过资源的数量。Huisman 和 Weissing^[28~30] 最近在资源竞争研究中获得了重大突破,他们精确地展示了,如果 3 个物种竞争 3 种资源,周期震荡会发生,如果 5 个物种竞争 5 种资源,混沌震荡会发生,甚至 9 个物种表面上看来也能由 3 种资源来支撑,12 个物种能在 5 种资源上共存。

在所建立的模型中,如果考虑种内竞争,那么具有不同 R^* 值的两个甚至是多个物种可以在竞争中共存。Kuang 等^[31] 的研究也证实了该结论。同时, Abrams 等^[15] 还证明了具有较高 R^* 的竞争者,从整个集合群落中排斥较低 R^* 的物种是有可能的,这种结果需要弱的资源利用者有足够高的迁移率来建立源-汇环境。这种情况的产生是因为迁移能在相对高的资源增长率的栖息地上增加平衡态资源密度,超过消费者 R^* 值,在有相对低的资源增长率特性的栖息地上降低资源密度,低于 R^* 值。从这个分析中得到的另外一个重要结论,就是当弱的资源利用者(较高的 R^* 值)也是弱的扩散者时,更有利于两个竞争物种的共存。这是和通过竞争-拓殖妥协(trade-off)而使得共存变容易的流行思想相反的。出现这种差异的原因是因为模型假设所有斑块达到一个稳定的平衡态,而先前的集合种群模型假设灭绝通常是在斑块中发生的,允许一个物种通过首先到达空斑块来获得有利条件^[15,32]。

目前资源竞争模型数值模拟的检验还存在一定的局限性,一是多数实验验证是在实验室内进行的,缺乏野外大的时空尺度的进一步支持,二是实验验证的对象多数是从微生物、浮游植物到浮游动物,也缺乏大型动植物的进一步支持。由于种群演化动力学的验证是国际上争论的焦点,此类数值模拟、预测一则无法像气候那样具有大量的历史资料,无法用过去的资料来进行模式的经验检验;二则无法像天气、地震那样可以用短时期未来的事实来进行客观检验。因此,对模型的检验还需要进一步的研究。

4.2 结论

通过模型的机制分析及数值模拟实验,可以得到在斑块环境中物种对资源竞争的一般性结论:

(1) 通过 R^* 来预测竞争物种的结局,存在几种可能性:一是进一步验证了 R^* -法则,即具有低 R^* 值的物种竞争取代高 R^* 值的物种;二是具有不同 R^* 值的物种,甚至是具有相同 R^* 值的物种也存在共存的可能性;三是具有高 R^* 值的物种也可以竞争排斥低 R^* 值的物种,结论存在不确定性。

(2) 竞争物种的随机迁移形成了源-汇结构,对物种竞争共存具有促进作用,但弱的资源利用者(较高的 R^*)的迁移率不宜过高。

接彩图(1-2)

接彩图(3-4)

(3) 在种群统计率相同的条件下, 资源增长率差异越大, 越不利于消费者物种的共存; 若种群统计率不相同, 在资源增长率相同的情况下, 物种共存又是不可能的, 在自然界中, 物种共存需要资源增长率的差异。

(4) 不同类型的资源增长对竞争物种的稳定性的影响是不同的。

References:

- [1] Hou J H, Ma K P. On mechanisms of species coexistence in plant communities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002(s): 1—8.
- [2] Zhang D Y, *et al.* *Researches on Theoretical Ecology*. Beijing: Higher Education Press and Springer Press, 2000. 151—191.
- [3] Brock W A, Xepapadeas A. Optimal ecosystem management when species compete for limiting resources. *Journal of Environmental Economics and Management*, 2002, 44: 189—220.
- [4] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, N J: Princeton University Press, 1982.
- [5] Tilman D. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, N J, 1988.
- [6] Pacala S, Tilman D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *Am. Nat.*, 1994, 143: 222—257.
- [7] Nan C R, Dong S L. A review on resource competition theory. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22 (2): 36—42.
- [8] Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. eds. *Species diversity in ecological communities; Historical and Geographic Perspectives*. University of Chicago Press, 1993. 13—25.
- [9] Amarasekare P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 1109—1122.
- [10] Takeuchi Y. Diffusion-mediated persistence in two-species competition Lotka-Volterra model. *Math. Biosci.*, 1989, 95: 65—83.
- [11] Kishimoto K. Coexistence of any number of species in Lotka-Volterra competitive system over two patches. *Theor. Popul. Biol.*, 1990, 38: 149—158.
- [12] Amarasekare P, Nisbet R. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics and the local coexistence of competing species. *Am. Nat.*, 2001, 158: 572—584.
- [13] MacArthur R H. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row, 1972.
- [14] MacArthur R H. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Popul. Biol.*, 1970, 1: 1—11.
- [15] Abrams P A, Wilson W G. Coexistence of competitors in metacommunities due to spatial variation in resource growth rates; does R^* predict the outcome of competition? *Ecol. Lett.*, 2004, 7: 929—940.
- [16] Lin Z S, Li L. The Influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 480—486.
- [17] Lin Z S, Liu H Y, Liu H Y. Non-autonomous population dynamics model for single species with Allee effect affected by human activities and its application: A case study of red-crowned cranes *Grus japonensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 941—951.
- [18] Lin Z S, Qi X Z. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? *Ecol. Model.*, 2005, 182: 107—112.
- [19] Lin Z S, Xie Z L. Does habitat restoration cause species extinction? *Biological Conservation*, 2005, 123: 349—354.
- [20] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. *Ecol. Model.*, 2003, 164: 169—175.
- [21] Holt R D. Population dynamics in two patch environments: some anomalous consequences of optimal habitat distribution. *Theor. Popul. Biol.*, 1985, 28: 181—208.
- [22] Chen L D, Fu B J, Zhao W W. Source-sink landscape theory and its ecological significance. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1444—1449.
- [23] Li Z Z, Gao M, Hui C, *et al.* Impact of predator pursuit and prey evasion on synchrony and spatial patterns in metapopulation. *Ecol. Model.*, 2005, 185: 245—254.
- [24] Namba T, Hashimoto C. Dispersal-mediated coexistence of competing predators. *Theor. Popul. Biol.*, 2004, 66: 53—70.
- [25] Swihart R K, Feng Z L, Slade N A, *et al.* Effects of habitat destruction and resource supplementation in a predator-prey metapopulation model. *J. Theor. Biol.*, 2001, 210: 287—303.
- [26] Li B, Smith H L. Periodic coexistence of four species competing for three essential resources. *Math. Biosci.*, 2003, 184: 115—135.
- [27] Li B. Periodic coexistence in the chemostat with three species competing for three essential resources. *Math. Biosci.*, 2001, 174: 27—40.
- [28] Huisman J, Weissing F J. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 1999, 402: 407.

- [29] Huisman J, Weissing F J. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *Am. Nat.*, 2001, 157(5): 488—494.
- [30] Huisman J, Weissing F J. Oscillations and chaos generated by competition for interactively essential resources. *Ecological Research*, 2002, 17: 175—181.
- [31] Kuang Y, Fagan W, Loladze I. Biodiversity, habitat area, resource growth rate and interference competition. *Bull. Math. Biol.*, 2003, 65: 479—518.
- [32] Armstrong R A. Fugitive species: experiments with fungi and some theoretical considerations. *Ecology*, 1976, 57: 953—963.

参考文献:

- [1] 侯继华, 马克平. 植物群落物种共存机制的研究进展. *植物生态学报*, 2002, 26(增): 1~8.
- [2] 张大勇, 等. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 2000, 151~191.
- [7] 南春容, 董双林. 资源竞争理论及其研究进展. *生态学杂志*, 2003, 22(2): 36~42.
- [16] 林振山, Larry L. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响. *生态学报*, 2003, 23(3): 480~486.
- [17] 林振山, 刘会玉, 刘红玉. 人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治种群演化模式的研制及其应用——以丹顶鹤为例. *生态学报*, 2005, 25(5): 941~951.
- [22] 陈利顶, 傅伯杰, 赵文武. “源”“汇”景观理论及其生态学意义. *生态学报*, 2006, 26(5): 1444~1449.

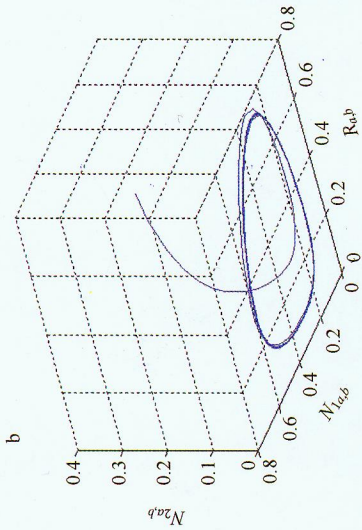
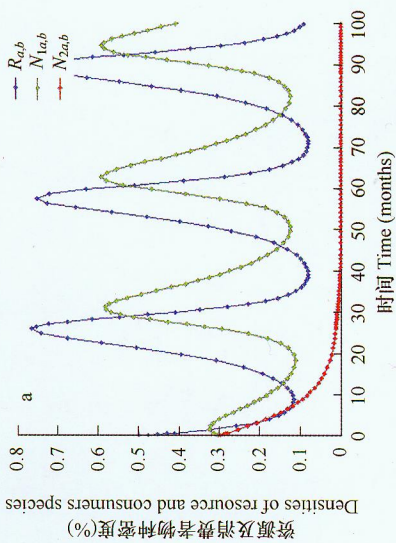


图1 资源及消费者物种密度(a)和模型(1)的相空间\$(R, N_1, N_2)\$图(数值解) (b)

Fig.1 Densities of resources and consumers species(a) and phase plots of model(1) in the phase space\$(R, N_1, N_2)\$ (numerical solution) (b)

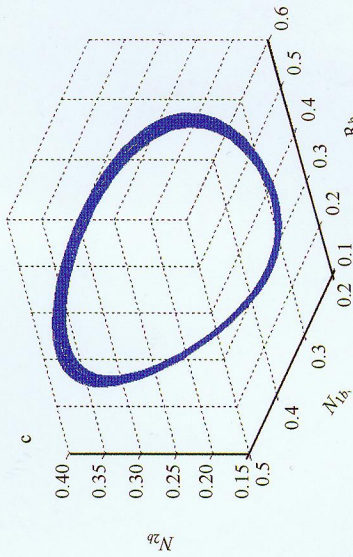
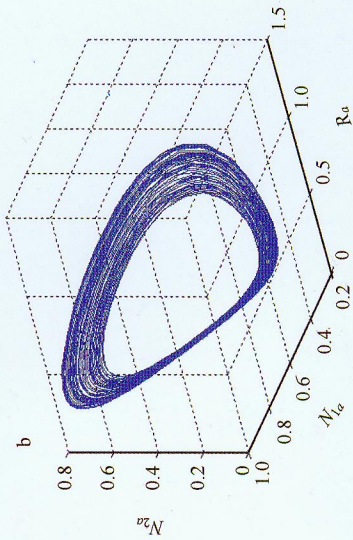
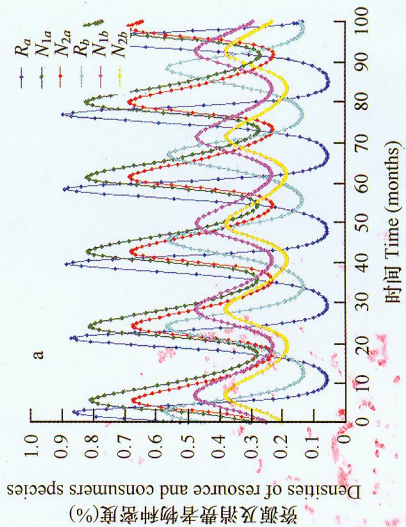


图2 资源及消费者物种密度(a),斑块 \$a\$ 上模型(1)的相空间\$(R, N_1, N_2)\$图(数值解) (b),斑块 \$b\$ 上相空间\$(R, N_1, N_2)\$图(数值解) (c)

Fig.2 Densities of resources and consumers species(a), phase plots of model(1) in the phase space\$(R, N_1, N_2)\$ in patch \$a\$ (numerical solution) (b), phase plots in the phase space\$(R, N_1, N_2)\$ in patch \$b\$ (numerical solution) (c)

参数值 Parameter values: $r_a=0.9$, $r_b=0.6$, $a_1=a_2=1$, $e_1=e_2=0.5$, $d_1=d_2=0.15$, $c_1=c_2=0.02$

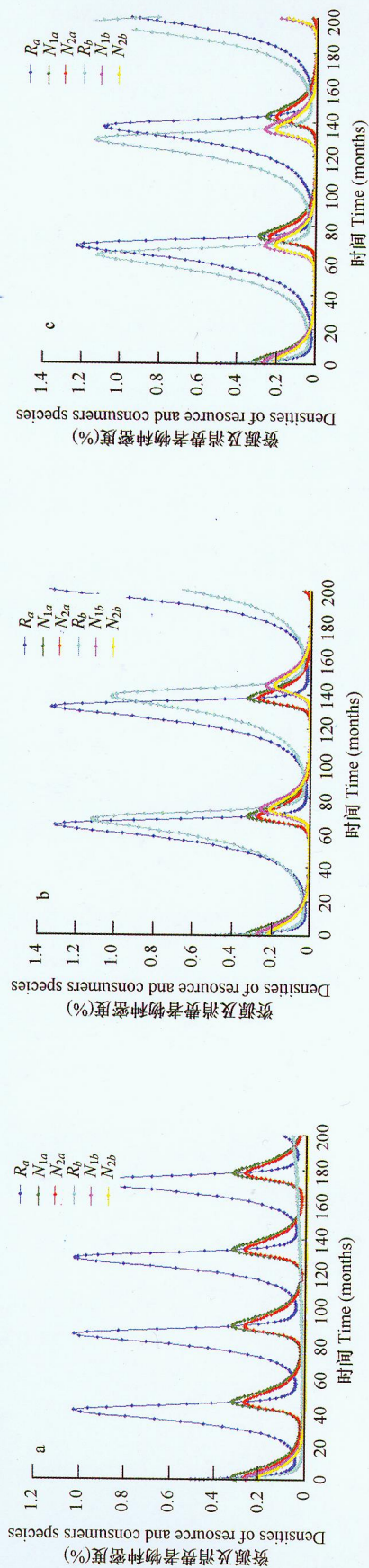


图3 资源及消费者物种密度
Fig.3 Densities of resources and consumers species
 $r=0.1$, (a) $q=1$, (b) $q=10$, (c) $q=100$, 其他参数同图2 Other parameter values are the same as Fig.2

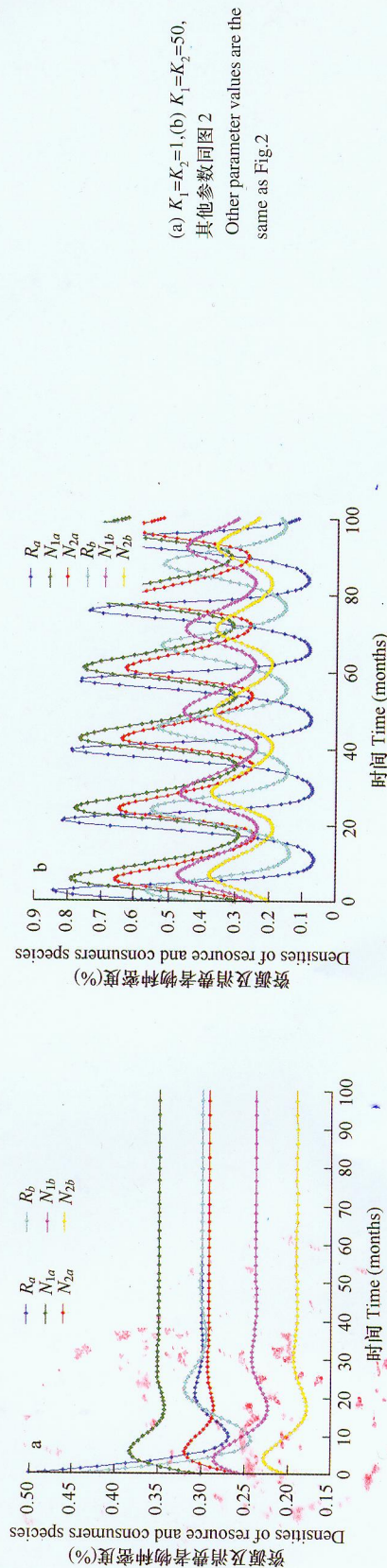


图4 Logistic 资源增长情况下的消费者物种密度
Fig.4 Densities of consumers species at logistically growth of resources
(a) $K_1=K_2=1$, (b) $K_1=K_2=50$,
其他参数同图2
Other parameter values are the same as Fig.2