

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 24 期 Vol.31 No.24 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 24 期

2011 年 12 月 (半月刊)

目 次

柑橘黄龙病株不同部位内生细菌群落结构的多样性·····	刘 波,郑雪芳,孙大光,等 (7325)
小兴安岭红松径向生长对未来气候变化的响应·····	尹 红,王 靖,刘洪滨,等 (7343)
污水地下渗透系统脱氮效果及动力学过程·····	李海波,李英华,孙铁珩,等 (7351)
基于生态系统服务的海南岛自然保护区体系规划·····	肖 燚,陈圣宾,张 路,等 (7357)
羌塘地区草食性野生动物的生态服务价值评估——以藏羚羊为例·····	鲁春霞,刘 铭,冯 跃,等 (7370)
湖北省潜江市生态系统服务功能价值空间特征·····	许倍慎,周 勇,徐 理,等 (7379)
滇西北纳帕海湿地景观格局变化及其对土壤碳库的影响·····	李宁云,袁 华,田 昆,等 (7388)
基于连接性考虑的湿地生态系统保护多预案分析——以黄淮海地区为例·····	宋晓龙,李晓文,张明祥,等 (7397)
青藏高原高寒草甸生态系统碳增汇潜力·····	韩道瑞,曹广民,郭小伟,等 (7408)
影响黄土高原地物光谱反射率的非均匀因子及反照率参数化研究·····	张 杰,张 强 (7418)
基于 GIS 的下辽河平原地下水生态敏感性评价·····	孙才志,杨 磊,胡冬玲 (7428)
厦门市土地利用变化下的生态敏感性·····	黄 静,崔胜辉,李方一,等 (7441)
我国保护地生态旅游发展现状调查分析·····	钟林生,王 婧 (7450)
黄腹山鹧鸪稳定的配偶关系限制雄性欺骗者·····	褚福印,唐思贤,潘虎君,等 (7458)
食物蛋白含量和限食对雌性东方田鼠生理特性的影响·····	朱俊霞,王 勇,张美文,等 (7464)
具有捕食正效应的捕食-食饵系统·····	祁 君,苏志勇 (7471)
桑科中 4 种桑天牛寄主植物的挥发物成分研究·····	张 琳,WANG Baode,许志春 (7479)
栗山天牛成虫羽化与温湿度的关系·····	杨忠岐,王小艺,王 宝,等 (7486)
人工巢箱条件下杂色山雀的巢位选择及其对繁殖成功率的影响·····	李 乐,万冬梅,刘 鹤,等 (7492)
鸭绿江口湿地鸕鹚类停歇地的生物生态研究·····	宋 伦,杨国军,李 爱,等 (7500)
锡林郭勒草原区气温的时空变化特征·····	王海梅,李政海,乌 兰,等 (7511)
UV-B 辐射胁迫对杨桐幼苗生长及光合生理的影响·····	兰春剑,江 洪,黄梅玲,等 (7516)
小麦和玉米叶片光合-蒸腾日变化耦合机理·····	赵风华,王秋凤,王建林,等 (7526)
利用稳定氢氧同位素定量区分白刺水分来源的方法比较·····	巩国丽,陈 辉,段德玉 (7533)
2010 年冬季寒冷天气对闽江口 3 种红树植物幼苗的影响·····	雍石泉,仝 川,庄晨辉,等 (7542)
人参皂苷与生态因子的相关性·····	谢彩香,索风梅,贾光林,等 (7551)
苈对黑麦草根系几种低分子量有机分泌物的影响·····	谢晓梅,廖 敏,杨 静 (7564)
盐碱地柠条根围土中黑曲霉的分离鉴定及解磷能力测定·····	张丽珍,樊晶晶,牛 伟,等 (7571)
不同近地表土壤水文条件下雨滴打击对黑土坡面养分流失的影响·····	安 娟,郑粉莉,李桂芳,等 (7579)
煤电生产系统的能值分析及新指标体系的构建·····	楼 波,徐 毅,林振冠 (7591)
专论与综述	
东南亚高山森林植被变化对流域产水量的影响·····	张远东,刘世荣,顾峰雪 (7601)
干旱荒漠区斑块状植被空间格局及其防沙效应研究进展·····	胡广录,赵文智,王 岗 (7609)
利用农业生物多样性持续控制有害生物·····	高 东,何霞红,朱书生 (7617)
研究简报	
洪湖湿地生态系统土壤有机碳及养分含量特征·····	刘 刚,沈守云,闫文德,等 (7625)
氯氰菊酯和溴氰菊酯对萼花臂尾轮虫生殖的影响·····	黄 林,刘昌利,韦传宝,等 (7632)
学术信息与动态	
SCOPE-ZHONGYU 环境论坛(2011)暨环境科学与可持续发展国际会议成功举办·····	(7639)
《生态学报》3 篇文章入选 2010 年中国百篇最具影响国内学术论文 等·····	(I)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 316 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 36 * 2011-12	



封面图说: 泥炭藓大多生长在多水、寒冷和贫营养的生境,同时有少数的草本、矮小灌木也生长在其中,但优势植物仍然是泥炭藓属植物。泥炭藓植物植株死后逐渐堆积形成泥炭。经过若干年的生长演变,形成了大片的泥炭藓沼泽。这种沼泽地有黑黑的泥炭,绿绿的草甸和亮晶晶的斑块状水面相间相衬,远远看去就像大地铺上了锦绣地毯一样美丽壮观。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

祁君, 苏志勇. 具有捕食正效应的捕食-食饵系统. 生态学报, 2011, 31(24): 7471-7478.

Qi J, Su Z Y. Predator-prey system with positive effect for prey. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(24): 7471-7478.

具有捕食正效应的捕食-食饵系统

祁 君, 苏志勇*

(兰州大学数学与统计学院, 兰州 730000)

摘要:在经典的捕食食饵系统中考虑到由于捕食效应对食饵种群带来的正向调节作用后, 提出了具有捕食正效应的捕食-食饵系统。通过对模型的动力学行为的分析, 从理论上说明了正向调节作用对系统的影响, 并就第一象限内平衡点存在时的相图解释了捕食正效应的作用。结果表明: (1) 捕食系统中适当的正向调节作用会增加系统的稳定性; (2) 当捕食正效应达到一定的程度后系统拥有一个不稳定的极限环; (3) 当捕食正效应过大时会使系统的稳定性发生变化, 使捕食者种群与食饵种群同时趋向无穷, 出现了调节放纵现象。这些结果在保护生物学中具有重要的意义。

关键词:捕食正效应; 捕食食饵系统; 正向调节因子; 极限环

Predator-prey system with positive effect for prey

QI Jun, SU Zhiyong*

School of Mathematics and Statistics, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: It is well known that prey-predator interaction is one of the fundamental interspecies interactions in ecology. A predator-prey interaction has been described firstly by Lotka and Volterra in two independent works, naming Lotka-Volterra prey-predator system, one of the fundamental population models in theoretical biology. After them, prey-predator interaction has been studied systematically in past decades. Many works on prey-predator interaction have mainly focused on the negative effect produced by predation, but no attention on the positive effect produced by predation. A set of theoretical models of co-evolution and genetic feedback mechanism suggested by laboratory experiments have shown that predation can produce the positive effect for prey. Dawkins & Krebs's description of predator-prey coevolution as an arms race also helped to revive interest in the field. Considering the positive effect for prey during the predation, this paper introduces the positive effect for prey into the classical predator-prey model and a new predator-prey system is constructed. By dynamics analysis of the system, the condition for the existence of the positive equilibrium is given. The stability of the equilibriums are also discussed, and the positive equilibrium is either stable or unstable and either a node or a focus depending on the parameter conditions. Especially we show our model has an unstable limit cycle by using the Hopf bifurcation theorem. By investigating the influence of positive effect for prey on the dynamics of the coexistence equilibrium in the first quadrant, the result shows, (1) the suitable positive effect for prey in the classical predator-prey model can strengthen the stability of the system, (2) there is an unstable limit cycle in the system when increasing the positive effect reaching a certain level, and (3) the stability of the system will be changed, and both the predator and prey go towards the infinite as we continue to increase the positive effect. The computer simulation of the system supports our main results and illustrates them intuitively. Through computer, the phase portraits of all kinds of equilibriums are drawn, such as a saddle, a stable node, a stable focus, an unstable focus and an unstable limit cycle. The predictions of the model are emphasized by the results of simulation. Combining the phase portraits with the consequence predicted by simulation, the model we established can be

基金项目:国家自然科学基金项目(40930533); 国家科技支撑计划项目(2009BAC53B03)

收稿日期:2011-06-17; **修订日期:**2011-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: suzy@lzu.edu.cn

easily to understand. These predictions of the model have the vital significance in conservation biology. From the *odocoieilus nemionus* case which lived in Arizona Kaibab grassland of United States, we conclude that the increase in the defensive ability of prey is to increase the positive effect for prey in our system. First, the increase of positive effect has strengthen the stability of the system, while more increase in the defensive ability of prey would lead to the change of the system stability, finally it made both the predator and prey go towards the infinite and our system collapsed. It is why the number of *odocoieilus nemionus* reduced with the reduction of their natural enemies. The case is consistent with the prediction of our model, and our model give a more reasonably explanation for the *odocoieilus nemionus* case. On the other hand, the case has shown that our model is more realistic and reasonable.

Key Words: predator-prey positive effect; prey-predator system; positive factor of regulation; limit cycle

生态学中,捕食,竞争,寄生与互利共生等种间作用是构成生物群落的基础。捕食现象是生物学家关注的焦点,过去的几十年对捕食现象已经做了系统的研究。经典的 Lotka-Volterra 捕食-食饵模型研究了周期轨的存在性,表明食饵增长由几何增长变为 Logisital 增长时,周期解将不存在^[1]。Rosenzweig -MacArthur System 研究了加入功能反应函数的捕食-食饵系统(如 Holling 功能反应以及第四功能反应等)^[1]。Freedman and Wolkowicz 在 Rosenzweig-MacArthur 模型中选取第四功能反应函数进行了全局范围内的分支情况的研究^[1]。经典的捕食-食饵系统过多关注捕食者吃掉食饵产生的负作用、以及系统的稳定性和两种群共存的条件,很少关注捕食者对食饵种群的调节作用。然而捕食者与猎物的关系相当复杂,捕食者固然有一整套有关的适应性特征,以便顺利地捕杀猎物,但猎物也产生一系列适应性以逃避捕食者^[2]。对捕食-食饵系统而言,捕食者不光对食饵种群有捕食的负作用。1905 年前,美国亚利桑那州 Kaibab 草原的黑尾鹿(*Odocoieilus nemionus*)种群保持在 4000 头左右,人们为了发展鹿群,在 1907 年开始捕杀美洲狮、狼等捕食者,使鹿群数量开始上升,最后由于鹿群数量过多,超过环境承受的范围而导致鹿群大幅度的死亡。这个例子说明捕食者对猎物种群具有重要的调节作用^[2]。Peter A. Abrams 等对捕食-食饵间的相互作用做了系统的概括分析,从进化论的角度得出捕食作用可以促进食饵种群的进化^[3]。Vermij 的研究表明捕食者种群对食饵种群进化的影响明显要比食饵种群对捕食者种群进化的影响大^[4-5]。Vermij 的研究也表明自然界中物种间的关系是相当复杂的,食者与食饵在进化过程中的相互影响不一定对称^[4-5]。20 世纪 60 年代后期协同进化被生态学家提了出来,并通过试验以及建模对协同进化做了大量的研究^[7-10]。Dawkins 和 Krebs 定义捕食者-食饵的协同进化是天敌的竞争过程,但该过程有利于捕食者与食饵的再生产^[6]。从进化的角度来分析上述黑尾鹿的案例,人类的捕杀使捕食者种群数量维持在相对低水平,而食饵种群的数量则保持在较高水平上,人为地改善了食饵种群生存的环境,增强了食饵种群自身的生存繁殖能力,使食饵种群更能加适应生存环境;同时也释放了一些可利用的环境资源,从而产生捕食的正向调节作用(即捕食正效应)。本文主要是考虑到正效应后,在传统模型中加入该正效应,并对新模型的基本性质进行初步研究。

1 模型的建

传统的捕食食饵模型为:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dT} &= rN(1 - \frac{N}{K}) - \varphi(N)P \\ \frac{dP}{dT} &= b\varphi(N)P - mP\end{aligned}\quad (1)$$

式中, N 为食饵的数量或密度, P 为捕食者的数量或密度, $\varphi(N)$ 为功能反映函数, r 为食饵的内禀增长率, b 为转化率(捕食者吃掉一个食饵后产生新捕食者数), K 为食饵的环境容量。另外捕食者-食饵的协同进化是天敌的竞争过程^[6],竞争过程中的互惠现象已做了系统的研究^[1],类似于互惠现象,用竞争系数描述捕食过程中的正效应^[1],设捕食者种群对食饵种群的正向调节因子为 α_0 ,表示每个捕食者进行捕食以后可释放出闲置

的生存资源,可产生 α_0 个食饵个体,在系统(1)中加入该正向调节作用可描述为:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dT} &= rN\left(1 - \frac{N - \alpha_0 P}{K}\right) - \varphi(N)P \\ \frac{dP}{dT} &= b\varphi(N)P - mP\end{aligned}\quad (2)$$

式中, α_0 为正向调节因子,其他参数与模型(1)中相同。前言中黑尾鹿的案例中,捕食者有足够的潜在食饵资源,该情况适用于捕食者能够遇见足够多的食饵时,捕食者捕获猎物的功能反应函数——第三功能反应函数: $\varphi(N) = \frac{cN^2}{a^2 + N^2}$ (a 为半饱和常数),故选择更加符合实际的该功能反应函数对模型进行分析,则模型可描述为:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dT} &= rN\left(1 - \frac{N}{K} + \frac{\alpha_0 P}{K}\right) - \frac{cN^2}{a^2 + N^2}P \\ \frac{dP}{dT} &= b\frac{N^2}{a^2 + N^2}P - mP\end{aligned}\quad (3)$$

2 模型分析

2.1 平衡点

对模型(3)的参数进行变量代换: $t = rT$, $x = N/a$, $p = y$ 。

模型(3)变形为:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(1 - \alpha x) + (\beta x - \gamma \frac{x^2}{1+x^2})y \\ \frac{dy}{dt} &= \delta \frac{x^2}{1+x^2}y - \mu y\end{aligned}\quad (4)$$

式中, $\alpha = \frac{a}{K}$, $\beta = \frac{a_0}{K}$, $\gamma = \frac{c}{ra}$, $\delta = \frac{b}{r}$, $\mu = \frac{m}{r}$ 。通过分析模型(4)可得模型(3)的性态,为简化分析过程引入下列

函数: $f(x) = \beta x - \gamma \frac{x^2}{1+x^2}$ 和 $g(x) = \frac{(1-\alpha x)(1+x^2)}{\beta x^2 - \gamma x + \beta}$ 模型(4)变形为:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x)(g(x) + y) \\ \frac{dy}{dt} &= \rho(\beta x - f(x))y - \mu y\end{aligned}\quad (5)$$

式中, $\rho = \frac{\delta}{\gamma} = \frac{ab}{c}$,对系统(5)在第一象限内进行分析,求得平衡点为:

$$E_0(0,0), E_1\left(\frac{1}{\alpha}, 0\right), E_2\left(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}, -g\left(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}\right)\right)$$

平衡点 $E_2\left(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}, -g\left(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}\right)\right)$ 只有 $\delta-\mu > 0$, 且 $-g\left(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}\right) > 0$ 时才在第一象限内存在,所以有以下定理。

定理 如果 $\delta-\mu > 0$, 系统(4)在 $g(x) < 0$ 的解区间上存在正平衡点 E_2 , 如果 $\delta-\mu < 0$ 或 $g(x) > 0$, 则系统(4)不存在正平衡点。

2.2 平衡点的稳定性

系统(4)的雅克比矩阵为:

$$J_{(x,y)} = \begin{pmatrix} 1 - 2\alpha x + \left(\beta - \frac{2\gamma x}{(1+x^2)^2}\right)y & \beta x - \frac{\gamma x^2}{1+x^2} \\ \frac{2\delta xy}{(1+x^2)^2} & \frac{\delta x^2}{1+x^2} - \mu \end{pmatrix}$$

(1) 平衡点 $E_0(0,0)$ 处:

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}$$

特征值为 1 和 $-\mu$, $E_0(0,0)$ 为鞍点。

(2) 在平衡点 $E_1(\frac{1}{\alpha}, 0)$ 处:

$$J_{(\frac{1}{\alpha}, 0)} = \begin{pmatrix} -1 & \frac{\beta}{\alpha} - \frac{\gamma}{1+\alpha^2} \\ 0 & \frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu \end{pmatrix}$$

其特征值: -1 和 $\frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu$, $\frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu > 0$ 时, E_1 为鞍点, $\frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu < 0$ 时, E_1 为稳定结点。

(3) 平衡点 $E_2(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}, -g(\sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}))$ 在第一象限内存在时, 令 $x^* = \sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}}$ 方便起见, 对系统(5)进行分析:

$$J(x^*, -g(x^*)) = \begin{pmatrix} f(x^*)g'(x^*) & f(x^*) \\ \rho g(x^*)(f'(x^*) - \beta) & 0 \end{pmatrix}$$

其特征方程为: $\lambda^2 - f(x^*)g'(x^*)\lambda - \rho f(x^*)g(x^*)(f'(x^*) - \beta) = 0$

特征值为: $\lambda_1, \lambda_2 = \frac{f(x^*)g'(x^*) \pm \sqrt{[f(x^*)g'(x^*)]^2 + 4\rho f(x^*)g(x^*)(f'(x^*) - \beta)}}{2}$

令 $\Delta = [f(x^*)g'(x^*)]^2 + 4\rho f(x^*)g(x^*)(f'(x^*) - \beta)$

由于 $-\rho f(x^*)g(x^*)(f'(x^*) - \beta) = \rho x^*(1 - \alpha x^*) \frac{2\gamma x^*}{(1+x^{*2})^2}$, 其中 $(x^* = \sqrt{\frac{\mu}{\delta-\mu}})$, 其符号由 $(1 - \alpha x^*)$ 决定, 分两种情形进行分析。

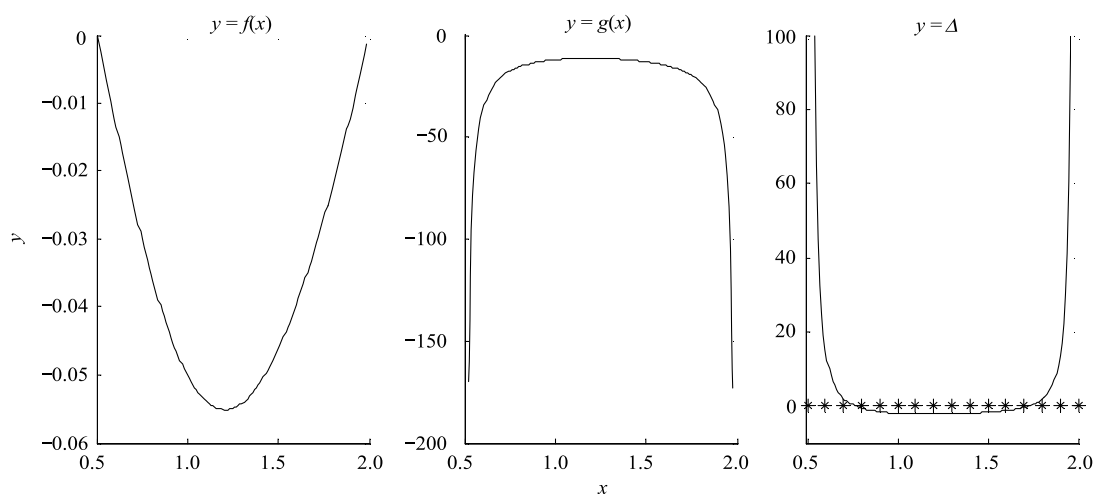
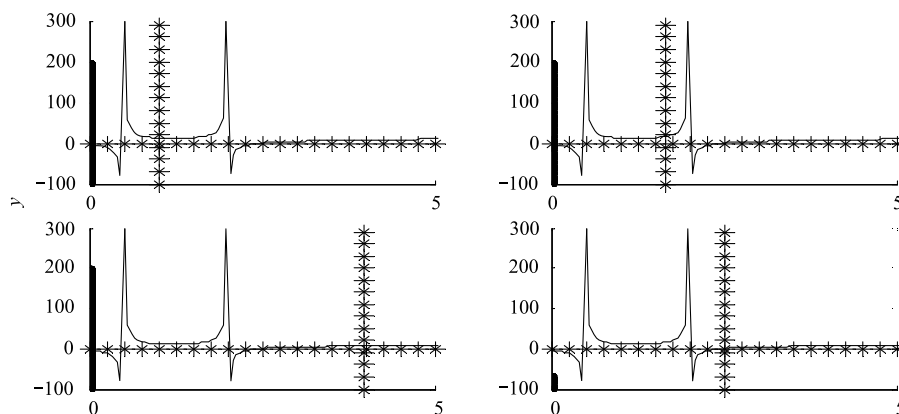
① 当 $1 - \alpha x^* < 0$ 时, 特征值 λ_1 与 λ_2 是符号相反的实数, 平衡点 E_2 为鞍点。

② 当 $1 - \alpha x^* > 0$ 时, 平衡点 E_2 只在区间 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 上存在。

平衡点类型由 $f(x^*)g'(x^*)$ 和 Δ 的符号决定, $f(x^*)g'(x^*)$ 和 Δ 的符号很难确定, 下用作图进行分析。

区间 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 上 $f(x^*)$, $g(x^*)$ 和 Δ 的图形(图1)。由图1知: 在该区间上 $f(x) < 0$, $g(x)$ 取得最大值, Δ 与 x 轴有两交点 x_1 和 x_2 , 设最大值点的横坐标为 M , 且 $M \in (x_1, x_2)$; $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, x_1)$ 上 $g'(x) > 0$, $f(x^*)g'(x^*) < 0$ 和 $\Delta > 0$, 平衡点为稳定结点, 在 $[x_1, M]$ 上 $g'(x) > 0$, $f(x^*)g'(x^*) < 0$, $\Delta < 0$ 平衡点为稳定焦点, 在 $[M, x_2]$ 上 $g'(x) < 0$, $f(x^*)g'(x^*) > 0$ 和 $\Delta < 0$ 平衡点为不稳定焦点, 在 $(x_2, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 上 $g'(x) < 0$, $f(x^*)g'(x^*) > 0$, $\Delta > 0$ 平衡点为不稳定结点。

另一方面平衡点为两种群 0 增长等倾线的交点, 图2和图3中分别表示当 $\frac{1}{\alpha} > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 和 $\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < \frac{1}{\alpha} < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 时平衡点分布图。图2和图3中在 $x=0.5$ 和 $x=2$ 处各有一条与 x 轴垂直的直线, 这两条直线对应系统(5)中直线 $x = \frac{\gamma \pm \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$, 即 $g(x)$ 的分母为 0 的情况。也就是说: x 趋于 $\frac{\gamma \pm \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 时, 1 食饵的 0 增长等倾线趋向无穷。

图 1 同一区间上 $f(x)$, $g(x)$ 和 Δ 的图像Fig. 1 The graphs of $f(x)$, $g(x)$ and Δ in the same interval图 2 $\frac{1}{\alpha} > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 时, 捕食者与食饵种群 0 增长等倾线及平衡点的分布Fig. 2 Predator and prey zero-growth isoclines for $\frac{1}{\alpha} > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$

$\alpha=0.4, \beta=0.2, \gamma=0.5$, 图 2(a) 中 ($\delta=0.5, \mu=0.25$) 表示 ($\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < x^* < M$) 平衡点为稳定结点或焦点; 图 2(b) 中 ($\delta=0.34, \mu=0.25$) 表示 ($M < x^* < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$) 平衡点为不稳定结点或焦点; 图 2(c) 中 ($\delta=0.68, \mu=0.64$) 表示 ($\frac{1}{\alpha} < x^*$) 平衡点为鞍点; 图 2(d) 中 ($\delta=0.29, \mu=0.25$) 表示 ($\frac{1}{\alpha} = x^*$) 的情况

3 模型的相图分析

为更直观的理解模型的性质, 对模型在第一象限内的相图进行分析:

$1 - \alpha x^* < 0$ 时, 平衡点 E_2 为鞍点如图 4(a) 对应图 2(c) 和图 3(b) 的情况。

$1 - \alpha x^* > 0$ 时, 平衡点 E_2 只在区间 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 上存在, 增加 β 的值, $x = \sqrt{\frac{\mu}{\delta - \mu}}$ 将在该区间

上移动, 可能属于 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, x_1)$, $[x_1, M]$ 和 $[M, x_2]$ 以及 $(x_2, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 中的某个区间, 平衡点可能

为: 稳定结点, 稳定焦点, 不稳定焦点, 不稳定结点如图 5 对应图 2(a), 2(b) 和图 3(a) 的情况。特别地平衡点

从 $[x_1, M]$ 移动到 $[M, x_2]$ 上时平衡点会由稳定焦点变为不稳定焦点, 且经过 M 点时, 由 Hopf 分支定理可得在 $x=M$ 附近系统(5)存在一个不稳定的极限环(如图 4(b)); 在区间 $(x_2, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 上平衡点为不稳定结点, x 和 y 趋向于正无穷; 平衡点移出区间 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 时, 食饵种群的 0 增长等倾斜线 $g(x)$ 由正无穷瞬间趋向负无穷, 对应食饵种群局部灭绝。

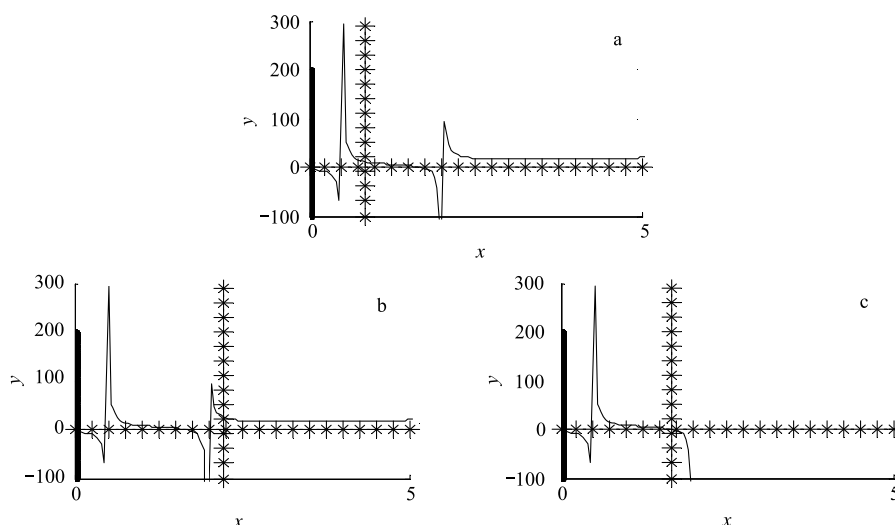


图 3 $\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < \frac{1}{\alpha} < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 时, 捕食者与食饵种群 0 增长等倾斜线及平衡点分布情况

Fig. 3 Predator and prey zero-growth isoclines for $\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < \frac{1}{\alpha} < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$

$\alpha=0.6, \beta=0.2, \gamma=0.5$, 图 3(a) 中 $(\delta=0.6, \mu=0.25)$ 表示 $(\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < x^* < \frac{1}{\alpha})$ 平衡点为: 稳定结点, 稳定焦点, 不稳定结点, 不稳定焦点;

图 3(b) 中 $(\delta=0.3, \mu=0.25)$ 表示 $(\frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < x^*)$ 平衡点为鞍点; 图 3(c) 中 $(\delta=0.34, \mu=0.25)$ 表示 $(\frac{1}{\alpha} = x^*)$ 的情况

4 结论与讨论

在传统的捕食-食饵系统中, 考虑到捕食作用后产生了闲置资源, 以及由“精明捕食者”吃掉老弱病残的食饵, 使食饵种群自身生存能力有所提高, 一定程度上对食饵种群产生了正向调节作用。在捕食-食饵系统中加入该正向调节作用后, 通过对模型的分析可得到:

a) E_0 为鞍点说明在捕食者种群与食饵种群数量都很少时, 捕食者种群因为没有足够的食饵而呈指数减少趋向于 0, 食饵种群因受到捕食者种群捕食压力较小而呈 Logistic 增长趋向于环境容量 K 。这与经典捕食食饵模型的结论是一致的^[1]。

b) 当 $\frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu < 0$ 时, 平衡点 E_1 为稳定的结点, 说明没有捕食者种群时, 食饵种群增长到环境容量 K 。当 $\frac{\delta}{1+\alpha^2} - \mu > 0$ 时, 平衡点 E_1 为鞍点, 这说明在捕食者种群增长到一定数量后, 其转化率和死亡率的比值必须保持在一定范围类内时即: $\frac{b}{m} < 1 + (\frac{a}{K})^2$, E_1 稳定; 当该比值超出这个范围类时即: $\frac{b}{m} > 1 + (\frac{a}{K})^2$, 捕食作用远大于正向调节作用而使平衡点 E_1 不稳定。

c) 平衡点 E_2 在 $1 - \alpha x^* < 0$ 时为鞍点。这说明当食饵的数量超过环境容量 K 时, 由于食饵可利用的资源不足, 食饵数量不会再继续增长趋向平衡点 E_2 , 而最终趋向于环境容量 K , 该结论与单种群的密度依赖模型

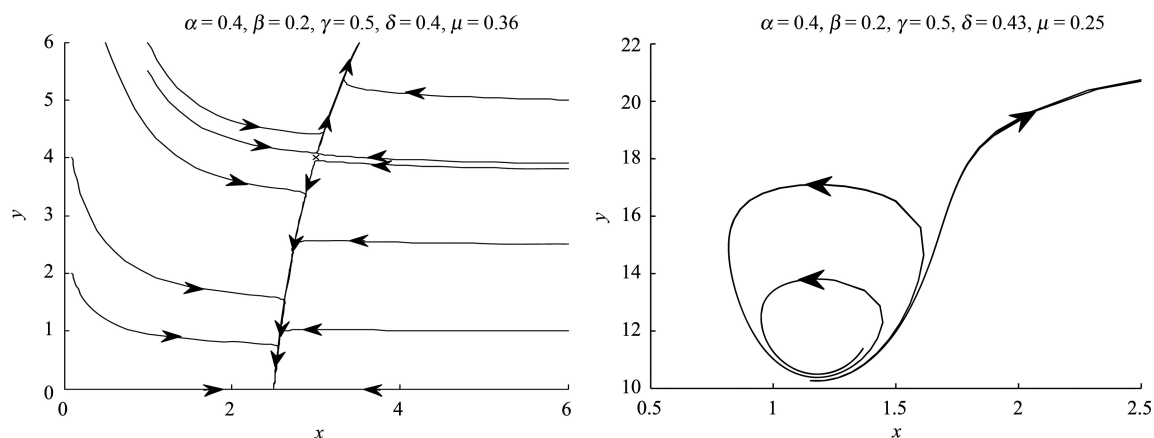


图4 $x^* > \frac{1}{\alpha}$ 时,平衡点 E_2 为鞍点的平面相图(a)和 x^* 经过 M 时,平衡点 E_2 附近会出现不稳定的极限环(b)

Fig. 4 Phase portrait for $x^* > \frac{1}{\alpha}$ (a) and Phase portrait for $x^* = M$ (b)

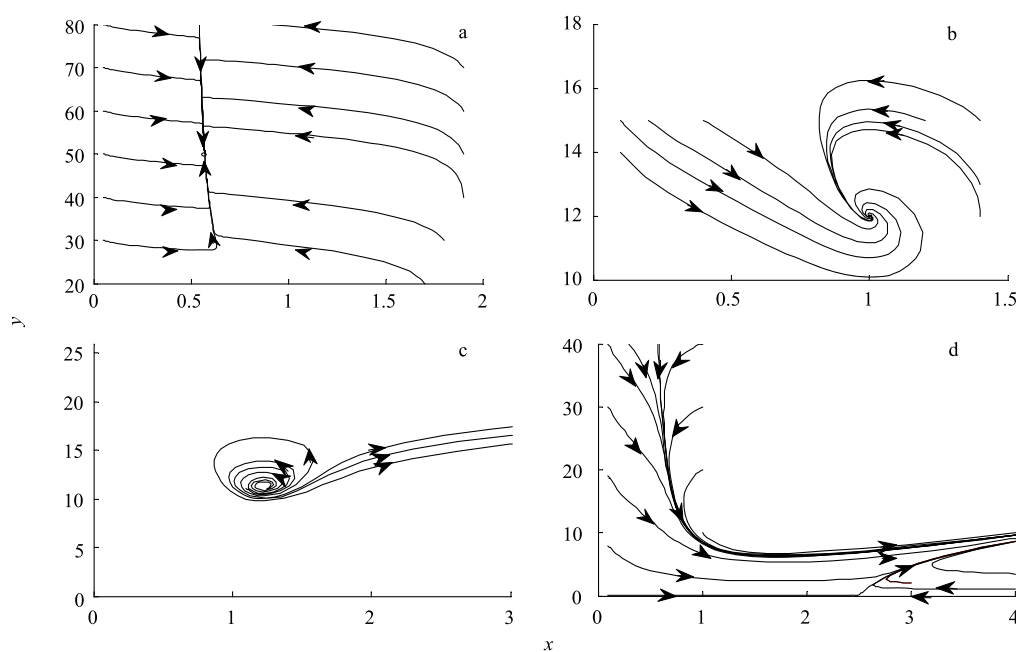


图5 $\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < x^* < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$ 时,模型的平面相图

Fig. 5 Phase portrait for $\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta} < x^* < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}$

$\alpha=0.4, \beta=0.2, \gamma=0.5$ 图5(a)中($\delta=0.74, \mu=0.25$)表示 $E_2 \in (\frac{\gamma - \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta}, x_1)$ 稳定结点;图5(b)中($\delta=0.5, \mu=0.25$)表示 $E_2 \in (x_1, M)$ 为稳定焦点;图5(c)中($\delta=0.4, \mu=0.36$)表示 $E_2 \in (M, x_2)$ 为不稳定焦点;图5(d)中($\delta=0.29, \mu=0.25$)表示 $E_2 \in (x_2, \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 - 4\beta^2}}{2\beta})$ 为不稳定结点

的结论一致^[3]。

d)增加 β 的值,平衡点 E_2 稳定性可能发生变化,出现 Hopf 分支产生极限环;继续增加 β 达到一定程度可能会使 x 和 y 趋向正无穷,与互惠模型中的“互惠放纵”类似出现“调节放纵”现象;再继续增加 β 时,食饵种

群的 0 增长等倾斜线 $g(x)$ 可能由正无穷瞬间趋向负无穷, 种群趋向局部灭绝。

综上所述, 在捕食系统对食饵种群增加捕食正效应后, 适当的正效应会增加食饵种群的生存能力, 增加系统的稳定性; 增加正效应会导致系统的稳定性发生变化, 出现一个不稳定的极限环, 更大的正效应会产生调节放纵现象, 当正效应达到一定程度时食饵种群趋向局部灭绝, 出现类似于“富营养化悖论”的“捕食正效应的悖论”现象。由美国亚利桑那州 Kaibab 草原黑尾鹿的例子, 人类的捕杀使捕食者种群数量维持在较低水平上, 而食饵种群的数量则保持在较高水平上, 人为地在捕食-食饵系统中加强了捕食正效应, 过大的正效应使得食饵种群趋向局部灭绝, 导致系统崩溃, 这进一步验证了系统的合理性。

References:

- [1] Kot M. Elements of Mathematical Ecology. London: The Cambridge University Press, 2001: 107-160.
- [2] Sun R Y. Principles of Animal Ecology. Beijing: Beijing Normal University Press, 2001: 319-381.
- [3] Abrams P A. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31(1): 79-105.
- [4] Vermeij G J. Evolution and Escalation: An Ecological History of Life. Cambridge: Harvard University Press, 1987: 98-98.
- [5] Vermeij G J. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. Annual Review of Ecology and Systematics, 1994, 25: 219-236.
- [6] Dawkins R, Krebs J R. Arms races between and within species. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 1979, 202(1161): 489-511.
- [7] Levin S A, Udovic J D. A mathematical model of coevolving populations. The American Naturalist, 1977, 111(980): 657-675.
- [8] Roughgarden J. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. New York: MacMillan, 1979.
- [9] Roughgarden J. The theory of coevolution//Futuyma D J, Slatkin M, eds. Coevolution. Sunderland: Sinauer, 1983: 33-64.
- [10] Shaffer W M, Rosenzweig M L. Homage to the red queen. I. Coevolution of predators and their victims. Theoretical Population Biology, 1978, 14(1): 135-157.
- [11] Davis M B, Calcote R R, Sugita S A, Takahara H. Patchy invasion and the origin of a Hemlock-Hardwoods forest mosaic. Ecology, 1998, 79(8): 2641-2659.
- [12] Kolb A, Alpert P, Enters D, Holzapfel C. Environmental stress and plant community invisibility in a coastal grassland in California//ESA Annual Conference. Portland, 2004.
- [13] Wang G, Zhang D Y. Biological Competition Theory. Xi'an: Shaanxi Science and Technology Press, 1996.
- [14] Zhang J Y, Von Bayeux. Geometric Theory of Ordinary Differential Equations and Bifurcation Problems. Beijing: Peking University Press, 2003.
- [15] Ma S Q. A predator system affected by collectively defensive capability of the predator population. Journal of China Agricultural University, 2004, 9(2): 89-92.

参考文献:

- [2] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 2001: 319-381.
- [13] 王刚, 张大勇. 生物竞争理论. 西安: 陕西科学技术出版社, 1996.
- [14] 张锦炎, 冯贝叶. 常微分方程几何理论与分支问题. 北京: 北京大学出版社, 2003.
- [15] 马苏奇. 具有食饵群体抵御力作用影响的捕食系统. 中国农业大学学报, 2004, 9(2): 89-92.

CONTENTS

The community structure of endophytic bacteria in different parts of huanglongbing-affected citrus plants	LIU Bo, ZHENG Xuefang, SUN Daguang, et al (7325)
A research on the response of the radial growth of <i>Pinus koraiensis</i> to future climate change in the XiaoXing'AnLing	YIN Hong, WANG Jing, LIU Hongbin, et al (7343)
Efficiency and kinetic process of nitrogen removal in a subsurface wastewater infiltration system (SWIS)	LI Haibo, LI Yinghua, SUN Tieheng, et al (7351)
Designing nature reserve systems based on ecosystem services in Hainan Island	XIAO Yi, CHEN Shengbin, ZHANG Lu, et al (7357)
Assessing ecological services value of herbivorous wild animals in Changtang grassland: a case study of Tibetan antelope	LU Chunxia, LIU Ming, FENG Yue, et al (7370)
Spatial characteristics analysis of ecological system service value in QianJiang City of Hubei Province	XU Beishen, ZHOU Yong, XU Li, et al (7379)
Landscape pattern change and its influence on soil carbon pool in Napahai wetland of Northwestern Yunnan	LI Ningyun, YUAN Hua, TIAN Kun, et al (7388)
Multi-scenarios analysis for wetlands ecosystem conservation based on connectivity: a case study on HuangHuaiHai Region, China ...	SONG Xiaolong, LI Xiaowen, ZHANG Mingxiang, et al (7397)
The potential of carbon sink in alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau	HAN Daorui, CAO Guangmin, GUO Xiaowei, et al (7408)
The relations of spectrum reflectance with inhomogeneous factors and albedo parameterization ...	ZHANG Jie, ZHANG Qiang (7418)
Groundwater ecological sensitivity assessment in the lower Liaohe River Plain based on GIS technique	SUN Caizhi, YANG Lei, HU Dongling (7428)
Ecological sensitivity of Xiamen City to land use changes	HUANG Jing, CUI Shenghui, LI Fangyi, et al (7441)
Investigation and analysis on situation of ecotourism development in protected areas of China	ZHONG Linsheng, WANG Jing (7450)
Handicapping male-cheaters by stable mate relationship in yellow-bellied prinia, <i>Prinia flaviiventris</i>	CHU Fuyin, TANG Sixian, PAN Hujun, et al (7458)
Effects of dietary protein content and food restriction on the physiological characteristics of female <i>Microtus fortis</i>	ZHU Junxia, WANG Yong, ZHANG Meiwen, et al (7464)
Predator-prey system with positive effect for prey	QI Jun, SU Zhiyong (7471)
Volatile constituents of four moraceous host plants of <i>Apriona germari</i>	ZHANG Lin, WANG Baode, XU Zhichun (7479)
Relationship between adult emergence of <i>Massicus raddei</i> (Coleoptera: Cerambycidae) and temperature and relative humidity	YANG Zhongqi, WANG Xiaoyi, WANG Bao, et al (7486)
Nest site selection and reproductive success of <i>Parus varius</i> in man-made nest boxes	LI Le, WAN Dongmei, LIU He, et al (7492)
A study on bio-ecology of the stopover site of waders within China's Yalu River estuary wetlands	SONG Lun, YANG Guojun, LI Ai, et al (7500)
The spatial-temporal change variations of temperature in Xilinguole steppe zone	WANG Haimei, LI Zhenghai, WU Lan, et al (7511)
The growth and photosynthetic responses of <i>Cleyera japonica</i> Thunb. seedlings to UV-B radiation stress	LAN Chunjian, JIANG Hong, HUANG Meiling, et al (7516)
Photosynthesis-transpiration coupling mechanism of wheat and maize during daily variation	ZHAO Fenghua, WANG Qiufeng, WANG Jianlin, et al (7526)
Comparison of the methods using stable hydrogen and oxygen isotope to distinguish the water source of <i>Nitratia Tangutorum</i>	GONG Guoli, CHEN Hui, DUAN Deyu (7533)
Effects of cold weather on seedlings of three mangrove species planted in the Min River estuary during the 2010 winter	YONG Shiquan, TONG Chuan, ZHUANG Chenhui, et al (7542)
Correlation between ecological factors and ginsenosides	XIE Caixiang, SUO Fengmei, JIA Guanglin, et al (7551)
Effects of pyrene on low molecule weight organic compounds in the root exudates of ryegrass (<i>Lolium perenne</i> L.)	XIE Xiaomei, LIAO Min, YANG Jing (7564)
Isolation of phosphate solubilizing fungus (<i>Aspergillus niger</i>) from <i>Caragana</i> rhizosphere and its potential for phosphate solubili- zation	ZHANG Lizhen, FAN Jingjing, NIU Wei, et al (7571)
Effect of raindrop impact on nutrient losses under different near -surface soil hydraulic conditions on black soil slope	AN Juan, ZHENG Fenli, LI Guifang, et al (7579)
Emergy analysis of coal-fired power generation system and construction of new emergy indices	LOU Bo, XU Yi, LIN Zhenguan (7591)
Review and Monograph	
The impact of forest vegetation change on water yield in the subalpine region of southwestern China	ZHANG Yuandong, LIU Shirong, et al (7601)
Reviews on spatial pattern and sand-binding effect of patch vegetation in arid desert area	HU Guanglu, ZHAO Wenzhi, WANG Gang (7609)
Sustainable management on pests by agro-biodiversity	GAO Dong, HE Xiahong, ZHU Shusheng (7617)
Scientific Note	
Characteristics of organic carbon and nutrient content in five soil types in Honghu wetland ecosystems	LIU Gang, SHEN Shouyun, YAN Wende, et al (7625)
Effects of cypermethrin and deltamethrin on reproduction of <i>Brachionus calyciflorus</i>	HUANG Lin, LIU Changli, WEI Chuanbao, et al (7632)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 24 期 (2011 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 24 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@csppg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@csppg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元