

DOI: 10.15923/j.cnki.cn22-1382/t.2018.2.14

# 基于生态化学计量学共位群内捕食系统

郝丽娜, 李会贤, 张鹏, 邢锦程

(长春工业大学 数学与统计学院, 吉林 长春 130012)

**摘要:** 根据鱼类捕食藻类和浮游动物的 Beddington-DeAngelis 型功能性反应, 建立关于藻类-浮游动物-鱼的生态化学计量学模型。理论分析了系统各类平衡点的存在性和稳定性, 并进行了数值分析。根据分支图分析总磷浓度对系统动力学行为的影响, 讨论生态化学计量学对共位群内捕食系统的共存问题的影响。

**关键词:** 共位群内捕食; 生态化学计量学; Beddington-DeAngelis 型功能性反应; 定性分析

**中图分类号:** O 29 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-1374(2018)02-0184-08

## An intriguild predation system based on ecological stoichiometrics

HAO Lina, LI Huixian, ZHANG Peng, XING Jincheng

(School of Mathematics and Statistics, Changchun University of Technology, Changchun 130012, China)

**Abstract:** According to the Beddington-DeAngelis functional response of fish for algae and zooplankton, a stoichiometric model of algae-zooplankton-fish is established. The dynamical stability of the model system is studied by quality and quantity analysis. With bifurcation diagram, the effect of total phosphorus nutrient on the intriguild predation system is analyzed. At last, the influence of ecological stoichiometry on coexistence of intriguild predation system is discussed.

**Key words:** intriguild-predation system; ecological stoichiometry; Beddington-DeAngelis functional response; quality analysis.

### 0 引言

共位群内捕食是指潜在竞争者之间的杀戮和进食<sup>[1-3]</sup>。共位群内捕食作用在生物群落和生态系统中是普遍存在的<sup>[2]</sup>。当创建共位群内捕食系统的数学模型时, 相互竞争的两个捕食者被分为“高级捕食者”或“中间捕食者”。最近研究工作表

明, 共位群内高级捕食者体内的磷碳比与中间捕食者的磷碳比的大小关系在共位群内捕食系统共存中发挥着重要作用<sup>[4]</sup>。

众所周知, 捕食者的功能性反应是捕食系统模型的重要组成部分。在生态学中的功能性反应是捕食者摄取率, 以食饵密度为函数的功能性反应一般分为三种类型, 即 Holling I 型、Holling II

收稿日期: 2018-02-25

基金项目: 吉林省教育厅基金资助项目(JJKH20181016KJ)

作者简介: 郝丽娜(1982-), 女, 汉族, 吉林公主岭人, 长春工业大学讲师, 博士, 主要从事常微分方程定性理论及应用方向研究, E-mail: haolina@ccut.edu.cn.

型和 Holling III 型。目前, 一般有两种类型的功能性反应: 食饵依赖型功能性反应和捕食者依赖型功能性反应<sup>[5-7]</sup>。已有的文献已经广泛而深入地研究了关于藻类的生态化学计量学模型, 但是关于共位群内捕食系统的生态化学计量学模型的研究还不够深入, 其中文献[4]基于生态化学计量学建立一类关于共位群内捕食系统的模型, 但是模型中功能性反应采用的是 Holling II 型, 显然在水生态系统中中间捕食者的存在势必会影响到高级捕食者的捕食, 因此对于高级捕食者来说, Beddington-DeAngelis 型功能性反应会更合适。因此, 文中主要工作是建立并研究关于水生生态系统中共位群内捕食系统的带有 Beddington-DeAngelis 型功能性反应的生态化学计量学模型, 使得共位群内捕食系统的研究得以深入和丰富。

## 1 建立模型

### 1.1 鱼的功能性反应

我们考虑一个在水生态系统中由藻类—浮游动物—鱼构成的共位群内捕食系统, 藻类被浮游动物和鱼类所捕食, 浮游动物被鱼类捕食, 因此构成了共位群内捕食系统, 如图 1 所示。

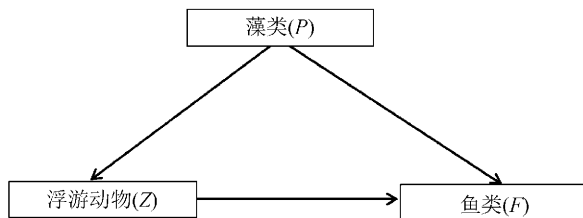


图 1 藻类—浮游动物—鱼种群作用关系图

参考文献[8]的方法, 根据 Holing 时间预算理论来推导鱼的功能性反应。

$P(t), Z(t), F(t)$  分别是藻类、浮游动物、鱼类在  $t$  时刻的种群密度。假设鱼类捕获的藻类(或浮游动物)总量  $B_{fp}$  (或  $B_{fz}$ ) 与藻类(或浮游动物)的密度和鱼的搜寻时间  $T_{fs}$  成正比, 因此有

$$B_{fp} = \alpha_{fp} P T_{fs}$$

$$B_{fz} = \alpha_{fz} Z T_{fs}$$

假设处理捕获到的藻类(或浮游动物)的时间  $T_{fhp}$  ( $T_{fhz}$ ) 等于捕获到的藻类(或浮游动物)的总量和处理每单位藻类(或浮游动物)所期望的处理

时间  $t_{fhp}$  ( $t_{fhz}$ ) 之积, 于是可以得到

$$T_{fhp} = B_{fp} t_{fhp} = \alpha_{fp} T_{fs} t_{fhp} P$$

$$T_{fhz} = B_{fz} t_{fhz} = \alpha_{fz} T_{fs} t_{fhz} Z$$

为了简单起见, 忽略在搜寻过程中鱼群之间干扰所浪费的时间, 因此鱼捕获食物花费的总时间为

$$T = T_{fs} + T_{fhp} + T_{fhz}$$

因此鱼类捕食藻类的功能性反应是

$$\frac{B_{fp}}{T} = \frac{\alpha_{fp} P T_{fs}}{T_{fs} + T_{fhp} + T_{fhz}} = \frac{\alpha_{fp} P}{1 + \alpha_{fp} t_{fhp} P + \alpha_{fz} t_{fhz} Z}$$

$$\frac{B_{fz}}{T} = \frac{\alpha_{fz} Z T_{fs}}{T_{fs} + T_{fhp} + T_{fhz}} = \frac{\alpha_{fz} Z}{1 + \alpha_{fp} t_{fhp} P + \alpha_{fz} t_{fhz} Z}$$

为了讨论方便, 定义

$$G(P, Z) = 1 + \alpha_{fp} t_{fhp} P + \alpha_{fz} t_{fhz} Z$$

### 1.2 模型建立

假设系统磷的循环是封闭的, 因此有

$$N = q_0 P + q_1 Z + q_2 F$$

式中:  $N$  ——系统总磷浓度, mg P/L;

$q_0$  ——藻类体内磷浓度, mg P/mg C;

$q_1$  ——浮游动物体内磷浓度, mg P/mg C;

$q_2$  ——鱼类体内磷浓度, mg P/mg C。

假设藻类增长服从 Droop 方程增长, 即

$$\frac{dP}{dt} = \gamma \left( 1 - \frac{q}{q_0} \right) P - d_1 P - \alpha_{zp} Z P - \frac{\alpha_{fp} F P}{G(P, Z)}$$

式中:  $\gamma$  ——藻类的最大增长速率;

$q$  ——藻类的最小含磷浓度;

$d_1$  ——藻类死亡率;

$\alpha_{zp} Z P$  ——浮游动物捕食藻类的功能性反应函数;

$\frac{\alpha_{fp} F P}{G(P, Z)}$  ——鱼捕食藻类的功能性反应。

根据生态化学计量学可知, 藻类和浮游动物(或鱼)之间营养浓度的不平衡影响到浮游动物(或鱼)的转化率, 文中假设的浮游动物和鱼捕食藻类的转化率服从最小函数形式, 于是根据捕食作用关系得到浮游动物和鱼类的增长方程为:

$$\frac{dZ}{dt} = e_1 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 z - q_2 f}{q_1 p} \right\} \alpha_{zp} ZP - \frac{\alpha_{fz} FZ}{G(P, Z)} - d_2 Z$$

$$\frac{dF}{dt} = e_2 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 z - q_2 f}{q_2 p} \right\} \frac{\alpha_{fp} FP}{G(P, Z)} + \frac{e_3 \alpha_{fz} FZ}{G(P, Z)} - d_3 F$$

式中:  $e_1$  ——浮游动物捕食藻类的最大转化率;

$e_2$  ——鱼类捕食藻类的最大转换率;

$\frac{\alpha_{fz} FZ}{G(P, Z)}$  ——鱼捕食浮游动物的功能性反

$e_3$  ——鱼类捕食浮游动物的转化率;

$d_3$  ——鱼类的死亡率。

应函数;

综上所述, 可得关于藻类—浮游动物—鱼类的

$d_2$  ——浮游动物的死亡率;

的生态化学计量学模型为

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = rP \left( 1 - \frac{q}{q_0} \right) - d_1 P - a_1 ZP - \frac{a_2 FP}{1 + \alpha P + \beta Z} = PH(P, Z, F) \\ \frac{dZ}{dt} = e_1 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{q_1 P} \right\} a_1 PZ - \frac{a_3 FZ}{1 + \alpha P + \beta Z} - d_2 Z = ZG_1(P, Z, F) \\ \frac{dF}{dt} = e_2 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{q_2 P} \right\} \frac{a_2 FP}{1 + \alpha P + \beta Z} + \frac{e_3 a_3 FZ}{1 + \alpha P + \beta Z} - d_3 F = FG_2(P, Z, F) \end{cases} \quad (1)$$

其中

$$H(P, Z, F) = r \left( 1 - \frac{q}{q_0} \right) - d_1 - a_1 Z - \frac{a_2 F}{1 + \alpha P + \beta Z}$$

$$G_1(P, Z, F) = e_1 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{q_1 P} \right\} a_1 P - \frac{a_3 F}{1 + \alpha P + \beta Z} - d_2$$

$$G_2(P, Z, F) = e_2 \min \left\{ 1, \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{q_2 P} \right\} \frac{a_2 P}{1 + \alpha P + \beta Z} + \frac{e_3 a_3 Z}{1 + \alpha P + \beta Z} - d_3$$

## 2 定性分析

定义

$$\Delta = \{(P, Z, F) \mid qP + q_1 Z + q_2 F < N, 0 < P < \min\{K, N/P\}, Z > 0, F > 0\}$$

不难证明,  $\Delta$  是系统(1)的一个正不变集, 由于较高营养级的生物往往具有较高的营养浓度, 因此假设  $q_2 > q_1$ , 于是  $\Delta$  分成以下三个部分:

$$\Delta_1 = \left\{ (P, Z, F) \mid \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} > q_2, 0 < P < \frac{N}{P}, Z > 0, F > 0 \right\}$$

$$\Delta_2 = \left\{ (P, Z, F) \mid q_1 \leq \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \leq q_2, 0 < P < \frac{N}{P}, Z > 0, F > 0 \right\}$$

$$\Delta_3 = \left\{ (P, Z, F) \mid q < \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_1, 0 < P < \frac{N}{P}, Z > 0, F > 0 \right\}$$

通过计算, 得到系统(1)的 Jacobian 矩阵为

$$J(P, Z, F) = \begin{pmatrix} H + \frac{\partial H}{\partial P} P & \frac{\partial H}{\partial Z} P & \frac{\partial H}{\partial F} P \\ \frac{\partial G_1}{\partial P} Z & G_1 + \frac{\partial G_1}{\partial Z} Z & \frac{\partial G_1}{\partial F} Z \\ \frac{\partial G_2}{\partial P} F & \frac{\partial G_2}{\partial Z} F & G_2 + \frac{\partial G_2}{\partial F} F \end{pmatrix}$$

其中

$$\frac{\partial H}{\partial P} = -\frac{rq}{N - q_1 - Zq_2F} + \frac{a_2\alpha F}{G_2}$$

$$\frac{\partial H}{\partial Z} = -a_1 + \frac{a_2\beta F}{G^2} - \frac{rq q_1 P}{(N - q_1 Z - q_2 F)^2}$$

$$\frac{\partial H}{\partial F} = -\frac{a_2}{G} - \frac{rq q_1 P}{(N - q_1 Z - q_2 F)^2} < 0$$

$$\frac{\partial G_1}{\partial P} = \begin{cases} e_1 a_1 + \frac{a_3 \alpha F}{G_2} > 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_1 \text{ 时} \\ \frac{a_3 \alpha F}{G^2} > 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_1 \text{ 时} \end{cases}$$

$$\frac{\partial G_1}{\partial Z} = \begin{cases} \frac{a_3 \alpha F}{G^2} > 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_1 \text{ 时} \\ \frac{a_3 \alpha F}{G^2} - e_1 a_1 > 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_1 \text{ 时} \end{cases}$$

$$\frac{\partial G_1}{\partial F} = \begin{cases} -\frac{a_3}{G} < 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_1 \text{ 时,} \\ -\frac{a_3}{G} - \frac{e_1 a_1 q_2}{q_1} < 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_1 \text{ 时} \end{cases}$$

$$\frac{\partial G_2}{\partial P} = \begin{cases} \frac{e_2 a_2 G - \alpha(e_2 a_2 P + e_3 a_3 Z)}{G^2}, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_2 \text{ 时,} \\ -\frac{\alpha}{G^2} \left[ \frac{e_2 a_2 (N - q_1 Z - q_2 F)}{q_2} + e_3 a_3 Z \right], \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_2 \text{ 时} \end{cases}$$

$$\frac{\partial G_2}{\partial Z} = \begin{cases} \frac{e_3 a_3 D - \beta(e_2 a_2 P + e_3 a_3 Z)}{G^2}, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_2 \text{ 时} \\ \frac{1}{G} \left( -\frac{e_2 a_2 q_1}{q_2} + e_3 a_3 \right) - \frac{\beta}{G^2} \left[ \frac{e_2 a_2 (N - q_1 Z - q_2 F)}{q_2} + e_3 a_3 Z \right], \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_2 \text{ 时} \end{cases}$$

$$\frac{\partial G_2}{\partial F} = \begin{cases} 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} \geq q_2 \text{ 时} \\ -\frac{e_2 a_2}{G} < 0, \text{ 当 } \frac{N - q_1 Z - q_2 F}{P} < q_2 \text{ 时} \end{cases}$$

$$G(P, Z) = 1 + \alpha P + \beta Z.$$

系统(1)可能存在四类平衡点, 灭绝平衡点  $E_0 = (0, 0, 0)$ , 边界平衡点  $E_1 = (P_1, 0, 0)$ ,  $E_2 = (P_2, Z_2, 0)$ ,  $E_3 = (P_3, 0, F_3)$  和平衡点  $E_4 = (P_4, Z_4, F_4)$ 。

由于

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r - d_1 & 0 & 0 \\ 0 & -d_2 & 0 \\ 0 & 0 & -d_3 \end{pmatrix}$$

所以  $E_0 = (0, 0, 0)$  总是存在而且不稳定, 因此系统(1)中三种群是不可能同时灭绝的。通过推导计算, 得到以下关于系统各类平衡点的存在性及局部渐近稳定性的结论。

**定理 1** 系统(1)的边界平衡点  $E_1 =$

$(P_1, 0, 0)$  总是存在, 而且当下面条件之一成立时, 它是局部渐近稳定的。

1)  $\frac{rq}{r - d_1} > q_2, e_2 a_2 \leq ad_3;$

2)  $\frac{rq}{r - d_1} > q_2, e_2 a_2 > ad_3, N < \frac{rq}{r - d_1}$

$\min\left\{\frac{d_3}{e_2 a_2 - ad_3}, \frac{d_2}{e_1 a_1}\right\};$

3)  $q_1 \leq \frac{rq}{r - d_1} \leq q_2, e_2 a_2 rq \leq ad_3 q_2 (r - d_1);$

4)  $q_1 \leq \frac{rq}{r - d_1} \leq q_2, e_2 a_2 rq \leq ad_3 q_2 (r - d_1),$

$N < \frac{1}{r - d_1} \min\left\{\frac{rq d_2}{e_1 a_1}, \frac{rq q_2 d_3}{e_2 a_2 rq - ad_3 q_2}\right\};$

$$5) \frac{rq}{r-d_1} < q_1, e_2 a_2 r q \leq \alpha d_3 q_2 (r-d_1), N < \frac{d_2 q_1}{e_1 a_1};$$

$$6) \frac{rq}{r-d_1} < q_1, e_2 a_2 r q \leq \alpha d_3 q_2 (r-d_1), N < \min \left\{ \frac{d_2 q_1}{e_1 a_1}, \frac{r q q_2 d_3}{e_2 a_2 r q - \alpha d_3 q_2 (r-d_1)} \right\}.$$

**定理 2** 若  $N > \max \left\{ \frac{r q d_2}{(r-d_1) e_1 a_1}, \frac{(r-d_1) q_1}{a_1} - \frac{r q q_1}{a_1 q_2} + \frac{d_2 q_2}{e_1 a_1} \right\}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_1$  内存在边界平衡点  $E_2 = (P_2, Z_2, 0)$ , 而且当下面条件之一成立时, 它是局部渐近稳定的。

- 1)  $e_2 a_3 \leq \beta d_3, e_1 a_1 d_3 + \alpha d_2 d_3 > e_2 a_2 d_2$ ;
- 2)  $e_3 a_3 < \beta d_3, e_1 a_1 d_3 + \alpha d_2 d_3 < e_2 a_2 d_2, Z_2 > Z_2^0$ ;
- 3)  $e_3 a_3 > \beta a_3, e_1 a_1 d_3 + \alpha d_2 d_3 > e_2 a_2 d_2, Z_2 < Z_2^0$ ,

其中

$$Z_2^0 = \frac{d_3 e_1 a_1 + \alpha d_2 d_3 - e_2 a_2 d_2}{e_1 a_1 (e_3 a_3 - \beta d_3)}.$$

**定理 3** 若  $\frac{(r-d_1) q_1}{a_1} - \frac{r q}{a_1} + \frac{d_2 q_1}{e_1 a_1} \leq N \leq \frac{(r-d_1) q_1}{a_1} - \frac{r q q_1}{a_1 q_2} + \frac{d_2 q_2}{e_1 a_1}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_2$  内存在一个边界平衡点  $E_2 = (P_2, Z_2, 0)$ , 而且当下面条件之一成立时, 它是局部渐近稳定的。

- 1)  $e_2 a_3 \leq \frac{e_2 a_2 q_1}{q_2} + \beta d_3, N < \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right)$ ;
- 2)  $e_3 a_3 < \frac{e_2 a_2 q_1}{q_2} + \beta d_3, N > \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right), Z_2 > Z_2^+$ ;
- 3)  $e_3 a_3 > \frac{e_2 a_2 q_1}{q_2} + \beta d_3, N < \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right), Z_2 < Z_2^+$ ,

其中

$$Z_2^+ = \frac{[d_3 (e_1 a_1 + \alpha d_2) q_2 - e_1 a_1 e_2 a_2 N]}{e_1 a_1 [e_3 a_3 q_2 - e_2 a_2 q_1 - d_3 q_2 \beta]}.$$

**定理 4** 若  $\frac{d_2 q_1}{e_1 a_1} < N < \frac{q_1 (r-d_1)}{a_1} - \frac{r q}{a_1} + \frac{d_2 q_1}{e_1 a_1}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_3$  内存在一个边界平衡点  $E_2 = (P_2, Z_2, 0)$ , 而且当下面条件之一成立时, 它是局部渐近稳定的。

- 1)  $e_3 a_3 \leq \frac{e_2 a_2 q_2}{q_2} + \beta d_3, N < \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right)$ ;
- 2)  $e_3 a_3 < \frac{e_2 a_2 q_2}{q_2} + \beta d_3, N > \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right), Z_2 > Z_2^+$ ;
- 3)  $e_3 a_3 > \frac{e_2 a_2 q_2}{q_2} + \beta d_3, N < \frac{d_3 q_2}{e_2 a_2} \left( 1 + \frac{\alpha d_2}{e_1 a_1} \right), Z_2 > Z_2^+$ .

**定理 5** 若  $N > \max \left\{ \frac{r q P_3}{r-d_1}, q_2 P_3 + \frac{[(r-d_1) q_2 - r q] (1 + \alpha P_3)}{a_2} \right\}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_1$  内存在一个边界平衡点  $E_3 = (P_3, 0, F_3)$ , 而且若  $\frac{(e_1 a_1 P_3 - d_2) (1 + \alpha P_3)}{a_3} < F_3 < \frac{(r-d_1) (1 + \alpha P_3)^2}{a_2 (1 + 2\alpha P_3)}$  成立, 则它是局部渐近稳定的。

**定理 6** 若  $\frac{d_3}{e_2 a_2 - \alpha d_3} \leq P_3 \leq \frac{q_2 d_3}{e_2 a_2 q_1 - \alpha q_2 d_3}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_2$  内存在平衡点  $E_3 = (P_3, 0, F_3)$ , 且它是局部渐近稳定的充分条件为

$$\frac{r q}{N - q_2 F_3} > \frac{a_2 \alpha F_3}{D(E_3)} + \frac{a_2 \alpha (N - q_2 F_3)}{q_2 G(E_3)},$$

$$e_1 a_1 P_3 < d_2 + \frac{a_3 F_3}{1 + \alpha P_3}.$$

若  $P_3 > \frac{q_2 d_3}{e_2 a_2 - \alpha q_2 d_3}$ , 则系统 (1) 在  $\Delta_3$  内存在边界平衡点  $E_3 = (P_3, 0, F_3)$ , 而且它是局部渐近稳定的充分条件为

$$\frac{r q}{N - q_2 F_3} > \frac{a_2 \alpha F_3}{G(E_3)} + \frac{a_2 \alpha (N - q_2 F_3)}{q_2 G(E_3)},$$

$$\frac{e_1 a_1 (N - q_2 F_3)}{q_1} < d_2 + \frac{a_3 F_3}{1 + \alpha P_3}.$$

应用微分方程定性分析理论得到关于系统 (1) 边界平衡点的存在性的充分性判据, 并且应用雅克比矩阵得到边界平衡点局部稳定性的充分性结论。由于系统的复杂性, 对于正平衡点的存在性和局部稳定性的结论并没有得到, 但是在后面的数值模拟中, 可以得到系统是存在正平衡点且是局部渐近稳定的。

### 3 数值分析

为了进一步阐明系统的动力学行为, 下面应

用数值模拟来分析共位群内捕食系统的动力学行为。数值模拟参数取值见表 1。

表 1 数值模拟参数取值表

参数	定义	取值	单位	文献
$r$	藻类的最大增长率	1	$d^{-1}$	[8]
$d_1$	藻类的损失率	0.074	$d^{-1}$	[8]
$d_2$	浮游动物的损失率	0.032	$d^{-1}$	[8]
$d_3$	鱼的损失率	0.03	$d^{-1}$	[8]
$e_1$	藻类对浮游动物的转换率	0.4		[8]
$e_2$	藻类对鱼的转化率	0.25		默认
$e_3$	浮游动物对鱼的转化率	0.3		[8]
$\alpha_{zp}$	浮游动物对藻类的最大捕食率	0.1	$d^{-1} (g C/m^3)^{-1}$	[8]
$\alpha_{fp}$	鱼对藻类的搜寻率	0.14	$d^{-1} (g C/m^3)^{-1}$	[8]
$\alpha_{fz}$	鱼对浮游动物的搜寻率	0.1	$d^{-1} (g C/m^3)^{-1}$	[8]
$N$	总磷浓度	0.05	$g P/m^3$	[8]
$q$	藻类的最小营养浓度	0.004	$g P/g C$	[8]
$q_1$	浮游动物的营养浓度	0.01	$g P/g C$	[8]
$q_2$	鱼的营养浓度	0.013	$g P/g C$	[8]
$t_{fhp}$	鱼对每单位藻类的处理时间	0.16	$d/(g C/m^3)$	[8]
$t_{fhz}$	鱼对每单位浮游动物的处理时间	0.4	$d/(g C/m^3)$	[8]

首先应用 Matlab 程序绘制了系统关于总磷浓度( $N$ )的分支图,如图 2 所示。

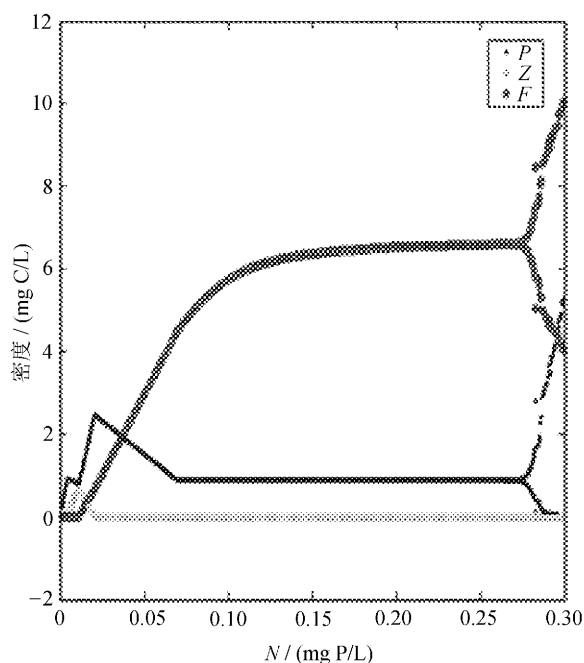
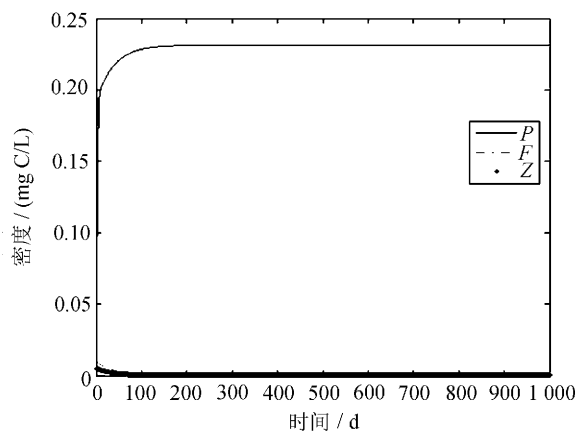


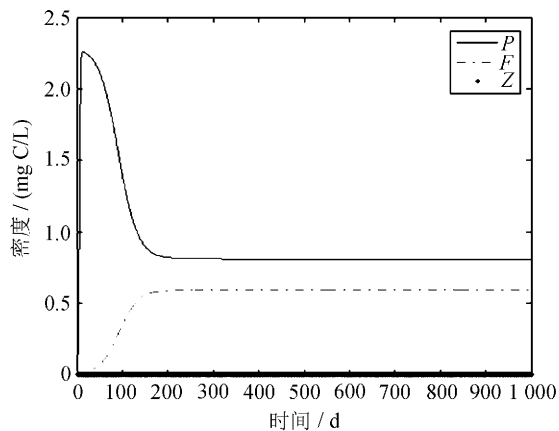
图 2 系统关于总磷浓度  $N$  的分支图

从图 2 可知,  $N$  的改变会影响系统的动力学行为。

不同总磷浓度下的解曲线如图 3 所示。



(a)  $N=0.001$



(b)  $N=0.01$

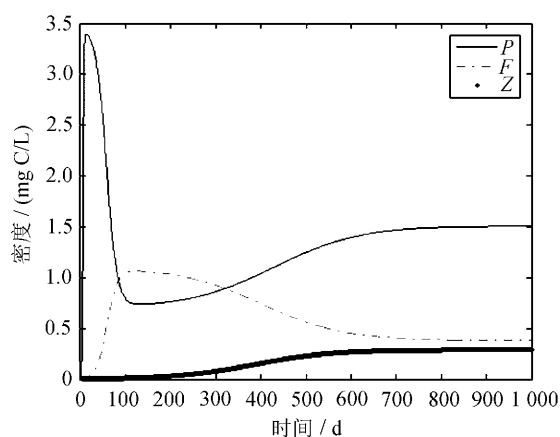
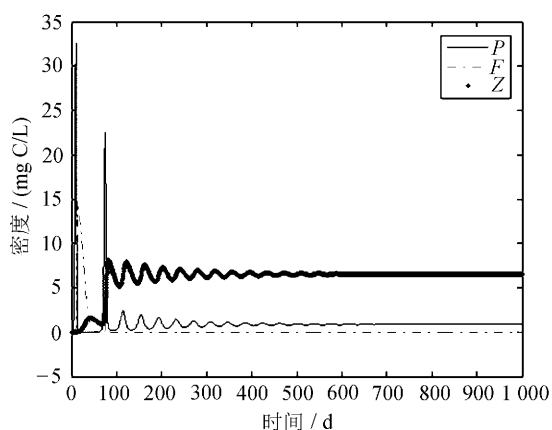
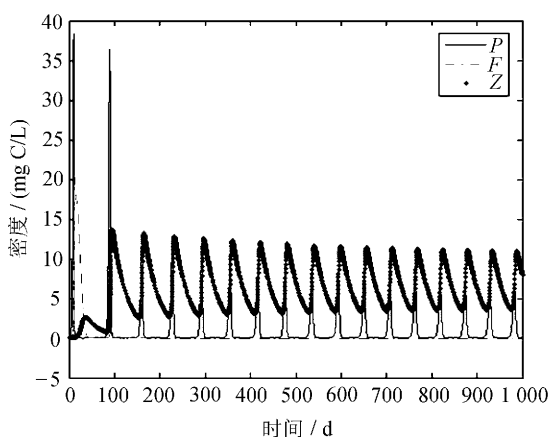
(c)  $N=0.015$ (d)  $N=0.2$ (e)  $N=0.3$ 

图 3 不同总磷浓度下的解曲线图

当  $N < 0.004$  时,系统仅存在藻类,浮游动物和鱼类灭绝(见图 3(a));当  $0.004 < N < 0.011$  时,藻类和浮游动物稳定共存,鱼类灭绝(见图 3(b));当  $0.011 < N < 0.021$  时,藻类、浮游动物和鱼类三种群稳定共存(见图 3(c));当  $0.021 < N < 0.27$  时,藻类和鱼类稳定共存,浮游动物灭绝

(见图 3(d));当  $N > 0.27$  时,藻类和鱼类周期共存,浮游动物灭绝(见图 3(e))。 $N$  的增加会使得系统种群存在的种类和数量发生变化。三种群共存区域为  $0.011 < N < 0.021$ 。与传统共位群内捕食模型相比,生态化学计量学使得共位群内捕食系统具有三种群共存区域。因此生态化学计量学模型更符合实际,有利于解决生态学中的实际问题。

在  $N$  较低时,由于藻类体内营养物质浓度较低和藻类的数量较少,浮游动物和鱼由于食饵的质量不好和数量不足难以生存,因此系统只有藻类存在,浮游动物灭绝。随着  $N$  的增加,尽管浮游动物和鱼类都以藻类为食,但由于浮游动物和鱼类体内营养浓度不同,浮游动物对食饵质量的要求比鱼类要低,因此浮游动物在捕食中占优势,所以浮游动物和藻类共存。当  $N$  继续增加到藻类的食饵质量可以满足鱼类生存时,三种群得以共存。而后随着浓度的增加,由于鱼类数目的增多,增强了浮游动物和鱼之间的捕食作用和竞争作用,导致浮游动物的灭绝,因而仅有鱼类和藻类共存。由此可见,营养丰富化有利于共位群内高级捕食者,不利于中间捕食者。

#### 4 结 语

应用生态化学计量学来研究水生态系统中带有 Beddington-DeAngelis 型功能性反应的共位群内捕食系统。根据共位群内捕食作用关系,建立了鱼类捕食的功能性反应和生态化学计量学模型,定性分析了系统平衡点类型和稳定性,数值模拟分析了系统  $N$  对系统动力学行为的影响。随着系统  $N$  的增加,只有  $N$  适中的时候三种群达到稳定共存。与传统捕食系统模型相比,文中模型具有三种群共存的行为,更符合实际,由此可见,生态化学计量学使种群动力学的研究得以深入和发展。

文中只考虑  $N$  对系统的影响,且假设系统  $N$  不变,实际中系统  $N$  是时变的,因此也可以考虑  $N$  时变时的共位群内捕食系统的动力学行为。实际上光照也是影响水生态系统动力学行为的重要因素,模型中也可以把光照因子引入。随着科技的发展,越来越多的问题不能用传统的生态模型来解释,原因是传统的模型只考虑能量流动而忽视元素的循环。生态化学计量学将能量流动和物质循环综合在一起,提供了研究解决问题的新

方法和新角度,在这一理论的指导下,我们坚信生物数学一定会取得更快更好的进步。

#### 参考文献:

- [1] G A Polis, C A Myers, R D Holt. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, 20(1): 297-330.
- [2] M Arim, P A Marquet. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 557-564.
- [3] R D Holt, G A Polis. A theoretical framework for intraguild predation [J]. *American Naturalist*, 1997, 149(4): 745-764.
- [4] 金燕.应用生态化学计量学发解析共位群内捕食系统的共存问题[D].哈尔滨:黑龙江大学,2014.
- [5] J R Beddington. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency [J]. *The Journal of Animal Ecology*, 1975, 44(1): 331-340.
- [6] D L DeAngelis, R A Goldstein, R V O'neill. A model for trophic interaction [J]. *Ecology*, 1975, 56(4): 881-892.
- [7] C Jost, S P Ellner. Testing for predator dependence in predator-prey dynamics: a non-parametric approach [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2000, 267(1453): 1611-1620.
- [8] 郝丽娜.基于生态化学计量学的食植系统的研究[D].长春:东北师范大学,2014.
- [9] 李辉,王艺霏.具功能性反应的食饵与捕食者系统的定性分析[J].*长春工业大学学报:自然科学版*, 2007, 28(4): 369-373.