

捕食者环境容纳量依赖于食饵的食饵-捕食者模型

刘汉武, 张凤琴, 李秋英

(运城学院应用数学系, 山西 运城 044000)

摘要: 本文建立捕食者环境容纳量依赖于食饵数量的食饵-捕食者模型, 分析了模型解的全局性态. 可能同时存在多个正平衡点, 它们当中会有鞍点或鞍结点. 除鞍点外每个正平衡点都有一个吸引域. 高寒草甸植被与高原鼠兔之间的关系可以用所建立的模型来描述, 利用模型参数的实际值分析了高寒草甸退化的原因和恢复策略. 过度放牧、人类不合理活动的加剧、高原鼠兔天敌的减少都是高寒草甸退化的原因. 相应地, 通过合理放牧、规范人类活动、保护或招引高原鼠兔的天敌、药物控制可以恢复退化的高寒草甸.

关键词: 食饵-捕食者模型; 密度制约; 全局性态; 退化高寒草甸

中图分类号: O175.13

AMS(2000)主题分类: 92B05; 34D20

文献标识码: A

文章编号: 1001-9847(2017)04-0806-08

1. 模型的建立与分析

很多食饵-捕食者模型得到了研究, 如果捕食者的增长是密度制约的, 往往捕食者的环境容纳量是一个常数^[1-4]. 但是, 由于生态系统中复杂的关系, 有时捕食者的环境容纳量会受食饵的影响. 例如在高寒草甸上, 高原鼠兔以植被为食, 即高原鼠兔是捕食者, 植被是食饵. 同时, 植被又构成了高原鼠兔的生存环境, 过高的植被会使高原鼠兔视觉受限, 难以发现天敌, 不利于高原鼠兔的生存. 刘汉武^[5]的研究表明, 随着植被的增高, 高原鼠兔的环境容纳量先是增加, 然后减小. 下面建立捕食者环境容纳量依赖于食饵的动态模型, 并对其进行分析.

不考虑捕食者种群的密度制约时, 食饵-捕食者模型为(1.1)

$$\begin{cases} x' = rx(1 - \frac{x}{K}) - \alpha xy, \\ y' = -dy + \beta xy, \end{cases} \quad (1.1)$$

其中, $x(t)$ 、 $y(t)$ 分别为食饵、捕食者在时刻 t 的数量(或生物量); 食饵种群动态满足Logistic模型, 内禀增长率为 r , 环境容纳量为 K ; 没有食饵时, 捕食者的死亡率为 d ; 捕食者对食饵的捕食率为 α , 食饵到捕食者的转化率为 β .

考虑到捕食者种群的密度制约受食饵的影响, 文[6-7]对食饵种群指数增长的模型

$$\begin{cases} x' = rx - \alpha xy, \\ y' = -dy + \beta xy - f(x)y^2 \end{cases}$$

* 收稿日期: 2016-11-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(11371313, 61573016, 61203228), 山西省自然科学基金项目(2013011002-5)

作者简介: 刘汉武, 男, 汉族, 河北人, 博士, 研究方向: 生物数学.

进行了研究,主要展示了两个汇有相互缠绕的吸引域.

当捕食者种群是密度制约时,密度制约可能作用在实际死亡率 dy 上,也可能作用在实际出生率 βxy 上,更可能同时以不同程度作用在实际死亡率和实际出生率上.这里只考虑密度制约作用在实际出生率的情况,假设捕食者种群的环境容纳量为食饵数量 x 的函数 $\varphi(x)$,从而可以建立捕食者的环境容纳量依赖于食饵的动态模型

$$\begin{cases} x' = rx(1 - \frac{x}{K}) - \alpha xy - \mu x, \\ y' = -dy + \beta xy(1 - \frac{y}{\varphi(x)}), \end{cases} \quad (1.2)$$

其中, μ 为食饵因除捕食者以外的其它因素的减少率,考虑到 $\varphi(x)$ 的实际含义,假设 $\varphi(x)$ 充分光滑,且 $x \geq 0$ 时, $\varphi(x) > 0$.只考虑模型的孤立平衡点.

定理 1.1 模型(1.2)总有零平衡点 $O: x = y = 0$;当 $r > \mu$ 时,模型(1.2)有边界平衡点 $E: x = \frac{K(r-\mu)}{r}, y = 0$;当 $r - \mu > \frac{dr}{\beta K}$ 时,模型(1.2)有正平衡点.

证 零平衡点和边界平衡点的存在性显然.记 $f(x) = \frac{r-\mu}{\alpha} - \frac{r}{\alpha K}x$, $g(x) = (1 - \frac{d}{\beta x})\varphi(x)$,则模型(1.2)的正平衡点满足

$$\begin{cases} y = f(x), \\ y = g(x). \end{cases} \quad (1.3)$$

当 $r - \mu > \frac{dr}{\beta K}$ 时,有 $\frac{d}{\beta} < \frac{K(r-\mu)}{r}$,且 $f(\frac{d}{\beta}) > 0$, $g(\frac{d}{\beta}) = 0$, $f(\frac{K(r-\mu)}{r}) = 0$, $g(\frac{K(r-\mu)}{r}) > 0$.因此,在 $\frac{d}{\beta}$ 与 $\frac{K(r-\mu)}{r}$ 之间,(1.3)有解,从而,模型(1.2)有正平衡点.

通过分析和观察函数 $y = f(x)$ 和 $y = g(x)$ 的图像,可以知道模型(1.2)的正平衡点 (x^*, y^*) 可能有A、B、C、D4种类型,且必有A类型的平衡点,见图1.1,其中直线为 $y = f(x)$,曲线为 $y = g(x)$.四类正平衡点的特点是:

A类: $f'(x^*) < g'(x^*)$, 即 $\frac{-r}{\alpha K} < \frac{d}{\beta x^{*2}}\varphi(x^*) + (1 - \frac{d}{\beta x^*})\varphi'(x^*)$;

B类: $f'(x^*) > g'(x^*)$, 即 $\frac{-r}{\alpha K} > \frac{d}{\beta x^{*2}}\varphi(x^*) + (1 - \frac{d}{\beta x^*})\varphi'(x^*)$;

C类: $f'(x^*) = g'(x^*)$, 即 $\frac{-r}{\alpha K} = \frac{d}{\beta x^{*2}}\varphi(x^*) + (1 - \frac{d}{\beta x^*})\varphi'(x^*)$, 并且 $g''(x^*) < 0$;

D类: $f'(x^*) = g'(x^*)$, 即 $\frac{-r}{\alpha K} = \frac{d}{\beta x^{*2}}\varphi(x^*) + (1 - \frac{d}{\beta x^*})\varphi'(x^*)$, 并且 $g''(x^*) > 0$.

在C类和D类的情形,还可能有满足 $g''(x^*) = 0$ 的一些情形,这些情况和C、D类似,不做深入讨论.

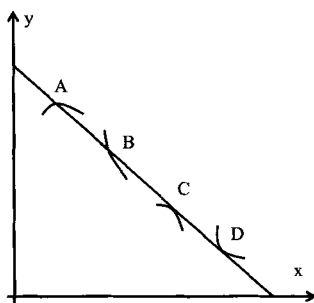


图1.1 模型(1.2)可能存在的四种正平衡点

定理 1.2 当 $r < \mu$ 时,模型(1.2)的零平衡点 O 局部渐近稳定,否则 O 不稳定;当 $0 < r - \mu < \frac{dr}{\beta K}$ 时,模型(1.2)的边界平衡点 E 局部渐近稳定,否则 E 不存在或不稳定.

证 模型(1.2)在 O 处的Jacobi矩阵 $\begin{bmatrix} r - \mu & 0 \\ 0 & -d \end{bmatrix}$ 的特征根为 $r - \mu$ 和 $-d$,由此容易得到关

于 O 的结论. 模型(1.2)在 E 处的Jacobi矩阵 $\begin{bmatrix} \mu-r & \frac{\alpha K(\mu-r)}{r} \\ 0 & -d+\frac{\beta K(r-\mu)}{r} \end{bmatrix}$ 的特征根为 $\mu-r$ 和 $-d+\frac{\beta K(r-\mu)}{r}$, 由此及 E 的存在条件容易得到关于 E 的结论.

定理 1.3 当 $r-\mu > \frac{dr}{\beta K}$ 时, 模型(1.2)的 A 类正平衡点局部渐近稳定, B 类正平衡点为鞍点.

证 模型(1.2)在正平衡点 (x^*, y^*) 处的Jacobi矩阵为

$$J = \begin{bmatrix} \frac{-rx^*}{K} & -\alpha x^* \\ \beta y^*(1 - \frac{y^*}{\varphi(x^*)}) + \frac{\beta x^* y^{*2} \varphi'(x^*)}{\varphi^2(x^*)} & \frac{-\beta x^* y^*}{\varphi(x^*)} \end{bmatrix},$$

其特征方程为 $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$, 这里, $p = \frac{rx^*}{K} + \frac{\beta x^* y^*}{\varphi(x^*)} > 0$, $q = \frac{\alpha \beta x^{*2} y^*}{\varphi(x^*)} [\frac{r}{\alpha K} + \frac{d}{\beta x^{*2}} \varphi(x^*) + (1 - \frac{d}{\beta x^*}) \varphi'(x^*)]$.

对 A 类正平衡点, $q > 0$, 从而, J 有两个具负实部的特征根, 因此局部渐近稳定. 对 B 类正平衡点, $q < 0$, 从而, J 有一正一负两个特征根, 因此为鞍点.

定理 1.4 当 $r-\mu > \frac{dr}{\beta K}$ 时, 模型(1.2)的 C 类、 D 类正平衡点 (x^*, y^*) 为鞍结点.

证 依次做变换 $dt = \varphi(x)d\tau$ 和 $\begin{cases} \tilde{x} = x - x^* \\ \tilde{y} = y - y^* \end{cases}$, 将模型(1.2)转化为模型(1.4), 同时将(1.2)的正平衡点 (x^*, y^*) 转化为(1.4)的零平衡点 $\tilde{O}: \tilde{x} = \tilde{y} = 0$.

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{x}}{d\tau} = -(\tilde{x} + x^*)(\frac{r}{K}\tilde{x} + \alpha\tilde{y})\varphi(\tilde{x} + x^*), \\ \frac{d\tilde{y}}{d\tau} = -(\tilde{y} + y^*)[\beta(\tilde{x} + x^*)(\tilde{y} + y^*) + d\varphi(\tilde{x} + x^*) - \beta(\tilde{x} + x^*)\varphi(\tilde{x} + x^*)]. \end{cases} \quad (1.4)$$

在 \tilde{O} 处模型(1.4)的Jacobi矩阵为 $\begin{bmatrix} \frac{-rx^*\varphi(x^*)}{K} & -\alpha x^*\varphi(x^*) \\ \frac{-\beta rx^*y^*}{\alpha K} & -\beta x^*y^* \end{bmatrix}$, 其特征根为0和 $\frac{-rx^*\varphi(x^*)}{K} - \beta x^*y^* < 0$. 记

$$a = \frac{-rx^*\varphi(x^*)}{K} - \beta x^*y^*, b = \frac{r\varphi(x^*)}{\beta Ky^* + r\varphi(x^*)}, c = \frac{\beta ry^*}{\alpha(\beta Ky^* + r\varphi(x^*))}.$$

依次作变换 $\begin{cases} \tilde{x} = -\frac{\alpha K}{r}\bar{x} + \frac{\alpha\varphi(x^*)}{\beta y^*}\bar{y} \\ \tilde{y} = \bar{x} + \bar{y} \end{cases}$ 和 $d\bar{\tau} = a d\tau$, 将模型(1.4)转化为模型(1.5).

$$\begin{cases} \frac{d\bar{x}}{d\bar{\tau}} = A_{20}\bar{x}^2 + A_{11}\bar{x}\bar{y} + A_{02}\bar{y}^2 + o(\rho^2) \triangleq \Phi(\bar{x}, \bar{y}), \\ \frac{d\bar{y}}{d\bar{\tau}} = \bar{y} + B_{20}\bar{x}^2 + B_{11}\bar{x}\bar{y} + B_{02}\bar{y}^2 + o(\rho^2) \triangleq \bar{y} + \Psi(\bar{x}, \bar{y}), \end{cases} \quad (1.5)$$

其中

$$\begin{aligned} A_{20} &= \frac{\alpha^2 b K^2 y^*}{ar^2} \left[\frac{(\beta x^* - d)\varphi''(x^*)}{2} + \frac{\beta r}{\alpha K} + \beta \varphi'(x^*) \right], \\ A_{11} &= \frac{-b}{a} \left[\beta x^* + 2\alpha \varphi(x^*) + \alpha x^* \varphi'(x^*) + \frac{rx^*\varphi(x^*)}{Ky^*} + \frac{\alpha^2 K x^* y^* \varphi''(x^*)}{r} \right. \\ &\quad \left. + \frac{2\alpha^2 K \varphi(x^*) \varphi'(x^*)}{r} + \frac{\alpha \beta K x^* y^* \varphi'(x^*)}{r\varphi(x^*)} \right], \\ A_{02} &= \frac{-b}{a} \left[\beta x^* + 2\alpha \varphi(x^*) + \alpha x^* \varphi'(x^*) + \frac{rx^*\varphi(x^*)}{Ky^*} - \frac{\alpha^2 \varphi^2(x^*) \varphi'(x^*)}{\beta y^*} \right. \\ &\quad \left. - \frac{\alpha^2 x^* \varphi(x^*) \varphi''(x^*)}{2\beta} + \frac{\alpha r K x^* \varphi(x^*) \varphi'(x^*)}{\beta Ky^*} + \frac{\alpha r \varphi^2(x^*)}{\beta Ky^*} \right], \\ B_{20} &= \frac{-\alpha c K y^*}{2ar^3} [\alpha^2 K^2 (d - \beta x^*) \varphi''(x^*) - 2\alpha \beta r K - 2\alpha^2 \beta K^2 \varphi'(x^*)], \end{aligned}$$

$$B_{11} = \frac{-\alpha c K}{ar} [\beta x^* - \alpha x^* \varphi'(x^*) + \frac{rx^* \varphi(x^*)}{Ky^*} + \frac{\alpha^2 K x^* y^* \varphi''(x^*)}{r} + \frac{2\alpha^2 K \varphi(x^*) \varphi'(x^*)}{r} - \frac{\alpha \beta K y^*}{r} - \frac{\alpha r x^* \varphi(x^*) \varphi'(x^*)}{\beta K y^*} - \frac{\alpha r \varphi^2(x^*)}{\beta K y^*}],$$

$$B_{02} = \frac{-\alpha c K}{ar} [\beta x^* + \alpha \varphi(x^*) + \frac{rx^* \varphi(x^*)}{Ky^*} - \frac{\alpha^2 \varphi^2(x^*) \varphi'(x^*)}{\beta y^*} - \frac{\alpha^2 x^* \varphi(x^*) \varphi''(x^*)}{2\beta}] - \frac{\alpha c \varphi(x^*)}{\beta a y^*} (x^* \varphi'(x^*) + \varphi(x^*)) (\alpha + \frac{\alpha r \varphi(x^*)}{\beta K y^*}).$$

令 $\bar{y} = c_2 \bar{x}^2 + c_3 \bar{x}^3 + o(\bar{x}^3)$, 由 $\bar{y} + \Psi(\bar{x}, \bar{y}) = 0$ 得

$$c_2 \bar{x}^2 + c_3 \bar{x}^3 + o(\bar{x}^3) + B_{20} \bar{x}^2 + B_{11} c_2 \bar{x}^3 + B_{11} c_3 \bar{x}^4 + o(\bar{x}^4) + B_{02} c_2^2 \bar{x}^4 + o(\bar{x}^2) = 0.$$

考虑二次项系数得 $c_2 = -B_{20}$, 即 $\bar{y} = -B_{20} \bar{x}^2 + o(\bar{x}^2)$, 带入 $\Phi(\bar{x}, \bar{y}(\bar{x}))$ 得 $\Phi(\bar{x}, \bar{y}(\bar{x})) = A_{20} \bar{x}^2 + o(\bar{x}^2)$.

因此模型(1.5)的零平衡点, 从而 \tilde{O} , 从而模型(1.2)的 C 类、 D 类正平衡点为鞍结点^[8].

由于 $g''(x^*) = \frac{2}{\beta x^*} [(\frac{\beta x^* - d}{2} \varphi''(x^*)) + \frac{\beta r}{\alpha K} + \beta \varphi'(x^*)]$, 所以, A_{20} 与 $g''(x^*)$ 异号, 再考虑前面所做变换的逆变换, 可以得到 C 类、 D 类正平衡点附近轨线的大致情形.

在 C 类正平衡点附近, 两条鞍结点分界线分别从右上和左下方进入正平衡点, 这两条分界线左上方的轨线进入平衡点, 右下方的轨线远离平衡点.

在 D 类正平衡点附近, 两条鞍结点分界线分别从右上和左下方进入正平衡点, 这两条分界线左上方的轨线远离平衡点, 右下方的轨线进入平衡点.

设 $L = \max_{x \in [0, K]} \{\varphi(x)\}$, 记 x 轴、 y 轴、直线 $x = K$ 、直线 $y = L$ 围城的矩形区域为 Ω , 通过分析从区域 Ω 边界上点出发的轨线的方向, 容易知道 Ω 为模型(1.2)的不变集. 取 $B(x, y) = 1/xy$, 并记模型(1.2)为 $\begin{cases} x' = P(x, y) \\ y' = Q(x, y) \end{cases}$, 则 $\frac{\partial(BP)}{\partial x} + \frac{\partial(BQ)}{\partial y} = \frac{-rx}{Ky} - \frac{\beta}{\varphi(x)} < 0$, 从而不变区域 Ω 内无闭轨. 因此, 可以得到模型(1.2)解的全局性态.

定理 1.5 当 $r - \mu < 0$ 时, 零平衡点 O 全局渐近稳定. 当 $0 < r - \mu < \frac{dr}{\beta K}$ 时, 边界平衡点 E 全局渐近稳定. 当 $r - \mu > \frac{dr}{\beta K}$ 时, 如果只有一个正平衡点, 则其全局渐近稳定; 如果有多个正平衡点, 除鞍点外, 每个正平衡点都有一个吸引域.

2. 例子与数值模拟

通过数值模拟可以具体了解模型(1.2)解的动态. 模拟时取 $r = 2.3, K = 100, \alpha = 0.02, \mu = 0.4, d = 0.2, \beta = 0.1$, 此时, $r - \mu = 1.9 > 0.046 = dr/\beta K$. 在图2.1、图2.2、图2.3、图2.4中, 实线表示解的轨迹; 虚直线为函数 $y = f(x)$, 即 $y = 95 - 1.15x$ 的图像; 虚曲线为函数 $y = g(x) (y \geq 0)$, 即 $y = (1 - 2/x)\varphi(x) (y \geq 0)$ 的图像; 虚直线与虚曲线的交点为模型(1.2)的正平衡点.

若 $\varphi(x) \equiv 200$, 捕食者的环境容纳量为常数, 模型(1.2)只有一个正平衡点, 其全局渐近稳定(图2.1).

若 $\varphi(x) = 2x + 1$, 捕食者的环境容纳量随食饵数量的增加而线性增加, 模型(1.2)只有一个正平衡点, 其全局渐近稳定(图2.2).

若 $\varphi(x) = (x - 40)^2 + 52$, 随食饵数量的增加, 捕食者的环境容纳量先减少后增加, 模型(1.2)有两个正平衡点, 其中一个为 A 类型, 另一个为 D 类型(图2.3). D 类型正平衡点为鞍结点, 其分界线为图2.3中的点划线. 鞍结点分界线将区域 Ω 分为两部分, 其中较小部分为鞍结点的吸引域, 较大部分为 A 类型正平衡点的吸引域.

若 $\varphi(x) = 30[\sin(0.1x) + 2]$, 随食饵数量的增加, 捕食者的环境容纳量做周期为 20π 的周期变化, 模型(1.2)有3个正平衡点 G_1, G_2, G_3 (图2.4), 其中 G_1, G_3 为 A 类型, G_2 为 B 类

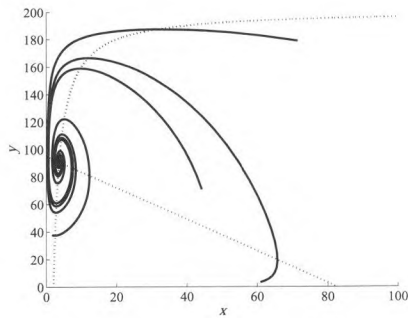


图2.1 $\varphi(x) \equiv 200$ 时, 模型(1.2)的正平衡点及其稳定性

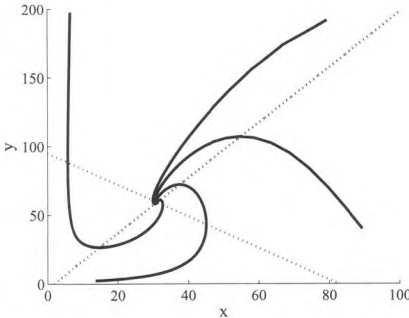


图2.2 $\varphi(x) = 2x + 1$ 时, 模型(1.2)的正平衡点及其稳定性

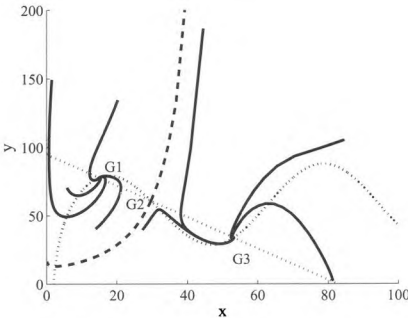


图2.3 $\varphi(x) = (x - 40)^2 + 52$ 时, 模型(1.2)的正平衡点及其吸引域

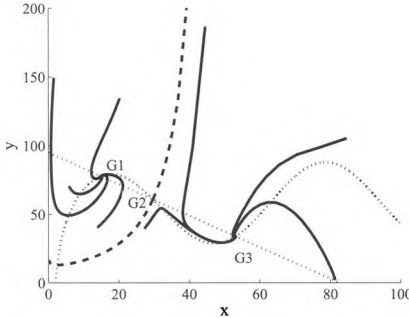


图2.4 $\varphi(x) = 30[\sin(0.1x) + 2]$ 时, 模型(1.2)的正平衡点及其吸引域

型. 图2.4中点划线为进入鞍点 G_2 的两条轨线, 它们将整个区域分成两部分, 这两部分分别为 G_1 和 G_3 的吸引域.

3. 应用

高寒草甸有着重要的生态功能, 是青藏高原畜牧业的基础, 也保育着民族文化和传统. 但近年来高寒草甸严重退化, 产草量降低, 以高原鼠兔和高原麝鼠为主的害鼠猖獗, 严重降低其作用和功能.

高寒草甸上, 植被和高原鼠兔是食饵-捕食者关系, 并且植被的数量又影响着高原鼠兔的环境容纳量, 它们之间的关系可以用模型(1.2)来描述. 考虑1ha的高寒草甸, 以年为时间单位, 来确定模型(1.2)中的参数值.

参数 r 是植被的年内禀增长率, 根据李青云等^[9]在封育下的未退化、轻度退化、中度退化、重度退化草地的年增长率平均得到 $r = 0.227$. K 是1ha草地上植被的环境容纳量, 即最大产量, 3536kg^[10]、3486kg^[9]、2200~3000kg^[11]、4000kg^[12]等多个最大产量曾被报道, 模拟时选择 $K = 4000\text{kg}$. 在植被生长期, 被高原鼠兔取食后, 植被会补偿性生长, 从而使危害减小, 杨振宇和江小蕾^[13]的研究表明每只高原鼠兔的危害量为0.36kg. 因此在模型(1.2)中 αx 为0.36kg, 但 x 在0kg和4000kg之间变化, 模拟时假设 $x = 2000\text{kg}$ 时 αx 为0.36kg, 即取 $\alpha = 0.00018$. d 是高原鼠兔的年死亡率, 王学高和Smith^[14]认为是0.9476, 王学高和戴克华^[15]认为是0.9674, 模拟时取为0.95. 高原鼠兔新生个体的出生率等于胎仔数 \times 年繁殖次数 \times 参与繁殖雌性占总雌性的比例 \times 雌性占有高原鼠兔的比例. 高原鼠兔的平均胎仔数在3~4之间^[16-18]; QU等^[18]指出从四月到七月都可以发现孕鼠, 怀孕率最高时达90%; 高原鼠兔种群性比基本是1:1^[19]. 模

万方数据

拟时, 取高原鼠兔的年出生率为 $3.5 \times 1.5 \times 1 \times 0.5 = 2.625$. 因此在模型(1.2)中 βx 为 2.625, 取 $\beta = 0.0013125$, 这样 x 为最大产量的一半 2000kg 时 βx 为 2.625. 除鼠害之外, 植被还会因以放牧为主的其它原因而减少, 减少率即为参数 μ , 简称放牧率. 不同草地上, μ 的值区别很大, 模拟时将 μ 作为控制参数.

刘汉武^[5]的研究表明, 高原鼠兔的环境容纳量受植被高度的影响, 随着植被高度的增加, 高原鼠兔的环境容纳量先增加然后减少. 当植被高度为 4.8717cm 时, 环境容纳量最大, 为 47.5438 个有效洞 (20m×20m 面积). 其中实验记录的植被最高为 15.0333cm, 假设此时植被有最大生物量 4000kg, 则高为 4.8717cm 的植被的生物量为 1296kg. 在 1ha 高寒草地上, 高原鼠兔的最大环境容纳量为 1188.595 个有效洞, 而平均洞口系数为 4.48^[20], 从而最大环境容纳量为 265 只高原鼠兔. 用 $\varphi(x) = \frac{4 \times 265 \times 1297^3 (x+1)}{3 \times 1297^4 + (x+1)^4}$ 表示高原鼠兔环境容纳量与植被生物量 x 的关系, 其满足随着 x 的增加, $\varphi(x)$ 先增加然后减少, 在 $x = 1296$ 时, $\varphi(x)$ 取最大值 265, 且 $x \geq 0$ 时, $\varphi(x) > 0$.

图 3.1 中画出了函数 $y = f(x)$ 和 $y = g(x)$ 的图像, 模型(1.2)只有一个正平衡点, 因此是全局渐近稳定的. 当 μ 增大时, 直线 $y = f(x)$ 向左下方平行移动, 正平衡点沿曲线 $y = g(x)$ 向左移动. 若 μ 较小, 随着 μ 的增加, 正平衡点沿曲线 $y = g(x)$ 向左上方移动, 使得植被减少, 害鼠增加. 这与现实中退化草地的现象是一致的, 因此, μ 的增加, 即过度放牧是导致高寒草甸退化的原因. 当 μ 较大时, 随着 μ 的增加正平衡点沿曲线 $y = g(x)$ 向左下方移动, 这时, 高原鼠兔较少, 但植被也很少, 高寒草甸严重丧失功能. 当 μ 大于 0.186 (即 $r - rd/\beta K$ 的值) 时, 正平衡点消失, 高原鼠兔灭绝, 即使植被存在, 也很少, 这时的高寒草甸是不完整的.

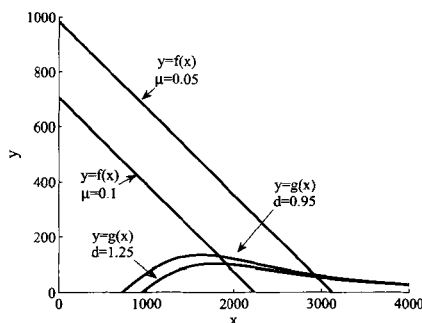


图3.1 模型(1.2)的正平衡点与 μ 及 d 的关系

由于乱捕滥杀, 高原鼠兔天敌大量减少, 从而使得高原鼠兔的死亡率 d 减小. 从图 3.1 可以看出, d 减小时, 曲线 $y = g(x)$ 向左上方扩张, 正平衡点向左上方移动, 使得植被减少, 害鼠增加. 因此, 高原鼠兔死亡率的减小也是高寒草甸退化的一个原因.

知道了放牧率增加和高原鼠兔死亡率减小是高寒草甸退化的原因, 就可以对症下药地恢复高寒草甸. 从图 3.1 中可以看出, 减小放牧率 μ 将使正平衡点沿曲线 $y = g(x)$ 向右下方移动, 植被增加, 高原鼠兔减少. 利用药物控制高原鼠兔, 或引入其天敌是增加其死亡率 d , 当 d 增大时, 正平衡点沿直线 $y = f(x)$ 向右下方移动, 这同样可以使植被增加, 高原鼠兔减少, 甚至灭绝.

减小放牧率和增加高原鼠兔的死亡率看似有相同的作用, 但它们的区别是明显的. 减小放牧率可以使植被量显著增加, 甚至恢复到接近环境容纳量. 增加高原鼠兔的死亡率也可使其数量减少, 但植被的恢复是有限的, 在图 3.1 中, 如果 $\mu = 0.1$, 增加 d 最多只能使植被生物量恢复到 2200kg 左右, 产草量依然很少. 可见减小放牧率才是恢复退化高寒草甸的根本.

4. 讨论

由于生态系统中复杂的关系, 有时捕食者的环境容纳量会受食饵的影响, 文中建立了捕

食者环境容纳量依赖于食饵数量的食饵-捕食者模型, 分析了模型解的全局性态. 可能同时存在多个正平衡点, 它们当中会有鞍点或鞍结点. 除鞍点外, 每个正平衡点都有一个吸引域. 从图2.1到图2.4可以看出, 不同的捕食者环境容纳量与食饵数量关系下, 模型性态可能存在本质的区别. 研究种群, 或管理种群时, 需要充分认识种群之间的关系, 才能正确掌握其动态, 预测管理效果.

高寒草甸植被与高原鼠兔之间的关系可以用所建立的模型来描述, 利用模型参数的实际值分析了高寒草甸退化的原因和恢复策略. 过度放牧、人类不合理活动的加剧等会使参数 μ 增大, 高原鼠兔天敌的减少会使其死亡率 d 减小, 这些都是高寒草甸退化的原因. 相应地, 通过合理放牧、规范人类活动可以降低 μ , 保护或招引高原鼠兔的天敌、药物控制可以增大 d , 这都可以恢复退化的高寒草甸. 其中, 减小 μ 是恢复高寒草甸的根本方法.

参考文献:

- [1] BERRYMAN A A. The origins and evolution of predator-prey theory [J]. *Ecology*, 1992, 73(5):1530-1535.
- [2] TU P N V, WILMAN E A. A generalized predator-prey model: uncertainty and management [J]. *Journal of Environmental Economics and Management*, 1992, 23:123-138.
- [3] KOOJJ R E, ZEGELING A. A predator-prey model with Ivlev's functional response [J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 1996, 198:473-489.
- [4] LI H, TAKEUCHI Y. Dynamics of the density dependent predator-prey system with Beddington-DeAngelis functional response [J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2011, 374:644-654.
- [5] 刘汉武. 高原鼠兔种群时空动态的元胞自动机模拟[D]. 北京:中国科学院研究生院博士学位论文, 2008.
- [6] TEDESCHINI-LALLI L. Smoothly intertwined basins of attraction in a prey-predator model [J]. *Acta Applicandae Mathematicae*, 1995, 38: 139-147.
- [7] CHU Y, DING C. Prey-predator systems with intertwined basins of attraction [J]. *Applied Mathematics and Computation*, 2010, 215: 4422-4425.
- [8] 马知恩, 周义仓. 常微分方程定性性与稳定性方法[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [9] 李青云, 李建平, 董全民, 等. 江河源头不同程度退化小嵩草高寒草甸草场的封育效果[J]. *草业科学*, 2006, 23(12):16-21.
- [10] 李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析[J]. *高原气象*, 2004, 23(4):558-567.
- [11] AKIYAMA T, KAWAMURA K. Grassland degradation in China: methods of monitoring management and restoration [J]. *Grassland Science*, 2007, 53(1): 1-7.
- [12] WEN L, DONG S, LI Y, et al. Effect of degradation intensity on grassland ecosystem services in the alpine region of Qinghai-Tibetan plateau, China [J]. *Plos One*, 2013, 8(3): 1-7.
- [13] 杨振宇, 江小蕾. 高原鼠兔对草地植被的危害及防治阈值研究[J]. *草业科学*, 2002, 19(4):63-65.
- [14] 王学高, SMITH A T. 高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)冬季自然死亡率[J]. *兽类学报*, 1988, 8(2):152-156.
- [15] 王学高, 戴克华. 高原鼠兔*Ochotona curzoniae*自然寿命研究[J]. *兽类学报*, 1989, 9(1):56-62.
- [16] 沈世英, 陈一耕. 青海省果洛大武地区高原鼠兔生态学初步研究[J]. *兽类学报*, 1984, 4(2):107-115.
- [17] 殷宝法, 王金龙, 魏万红, 等. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征[J]. *兽类学报*, 2004, 24(3):222-228.
- [18] QU J, LIU M, YANG M, et al. Reproduction of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-Tibetan plateau [J]. *European Journal of Wildlife Research*, 2012, 58(1):269-277.
- [19] 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 等. 高原鼠兔种群的性比[J]. *兽类学报*, 2004, 24(2):177-181.
- [20] 刘伟, 王溪, 周立, 等. 高原鼠兔对小嵩草草甸的破坏及其防治[J]. *兽类学报*, 2003, 23(3):214-219.

A Prey-Predator Model in Which the Carrying Capacity of Predator Depending on Prey

LIU Hanwu, ZHANG Fengqin, LI Qiuying

(Department of Applied Mathematics, Yuncheng University, Yuncheng 044000, China)

Abstract: According to the fact that the carrying capacity of predator depends on the amount of prey, a prey-predator model is formulated and the global behavior of its solutions is analyzed. Multiple positive equilibriums may exist simultaneously and include saddle and saddle-node. Except saddle, every positive equilibrium has an attracting domain. In alpine meadow ecosystem, the relations between vegetation and plateau pika can be described by this model. Based on the virtual parameters, the cause of alpine meadow degrading and recovery strategy of degraded alpine meadow are investigated. Over grazing, increasing of unreasonable human activities, decreasing of natural enemy of plateau pika are the causes resulting in alpine meadow degrading. Correspondingly, reasonable grazing, regulating human activity, protecting or attracting natural enemy of plateau pika, controlling plateau pika with rodenticide can recover the degraded alpine meadow.

Key words: Prey-predator model; Density dependent; Global behavior; Degraded alpine meadow