生物种群的相互竞争和依存

——稳定性模型

种群的弱肉强食

3　种群的弱肉强食（食饵–捕食者模型）

• 种群甲靠丰富的天然资源生存，种群乙靠捕食甲为生，形成食饵–捕食者系统，如食用鱼和鲨鱼，美洲兔和山猫，害虫和益虫。

• 模型的历史背景——一次世界大战期间地中海渔业的捕捞量下降(食用鱼和鲨鱼同时捕捞)，但是其中鲨鱼的比例却增加，为什么？

食饵-捕食者模型(Volterra)

食饵（甲）数量 ***x***(***t***), 捕食者（乙）数量 ***y***(***t***)

甲独立生存的增长率 ***r*** $\quad \dot{x} = rx$

乙使甲的增长率减小，减小量与 *y*成正比 $\quad \dot{x}(t) = (r - ay)x = rx - axy \quad (1)$

乙独立生存的死亡率 ***d*** $\quad \dot{y} = -dy$

甲使乙的死亡率减小，减小量与 *x*成正比 $\quad \dot{y}(t) = -(d - bx)y \;\; = -dy + bxy \quad (2)$

a ~捕食者掠取食饵能力　　***b*** ~食饵供养捕食者能力

方程(1),(2) 无解析解

Volterra模型的平衡点及其稳定性

稳定性分析

$$\dot{x}(t)=(r-ay)x=rx-axy$$

$$\dot{y}(t)=-(d-bx)y=-dy+bxy$$

$$A=\begin{bmatrix} r-ax & -ax \\ by & -d+bx \end{bmatrix}$$

平衡点 $P(d/b, r/a), \quad P'(0,0)$

$$A\big|_P=\begin{bmatrix} 0 & -ad/b \\ br/a & 0 \end{bmatrix}$$

$p=0, \ q>0$

P: 临界状态

$$A\big|_{P'}=\begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{bmatrix}$$

$q<0$

P' 不稳定

P点稳定性不能用近似线性方程分析

食饵-捕食者模型

shier.m

```
function y=shier(t,x)
r=1;d=0.5;a=0.1;b=0.02;
y=diag([r-a*x(2),-d+b*x(1)])*x;
```

Volte.m

```
Or   y=[(r-a*x(2))*x(1),(-d+b*x(1))*x(2)]';
```

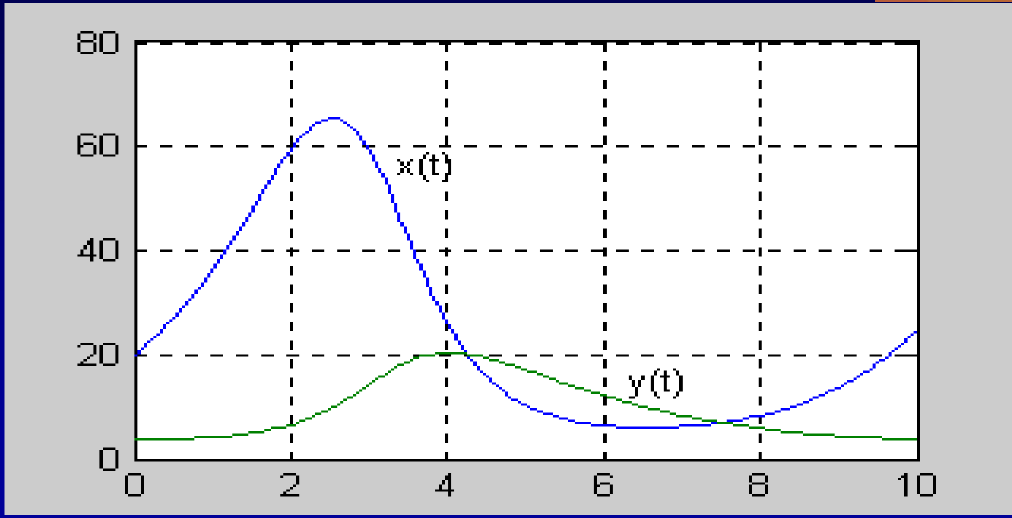
Volte.m

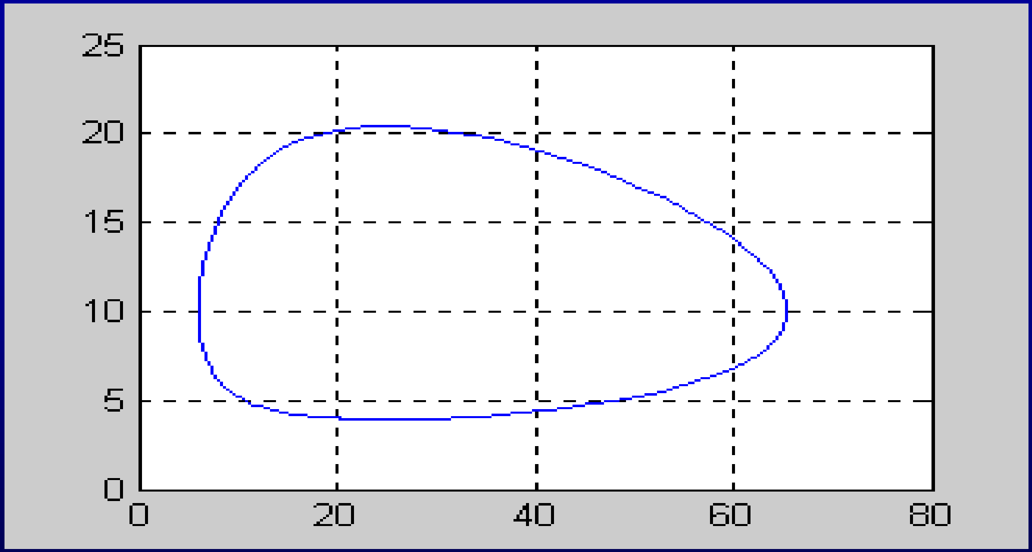
```
ts=0:0.1:10;x0=[20,4];
[t,x]=ode45('shier',ts,x0),
plot(t,x),grid,gtext('x1(t)'),gtext('x2(t)'),
pause,
plot(x(:,1),x(:,2)),grid,
xlabel('x1'),ylabel('x2')
```

注：ts 的终值(=10)和步长=(0.1)的确定

用数学软件MATLAB求微分方程数值解

t	$x(t)$	$y(t)$
0	20.0000	4.0000
0.1000	21.2406	3.9651
0.2000	22.5649	3.9405
0.3000	23.9763	3.9269
…	…	…
5.1000	9.6162	16.7235
5.2000	9.0173	16.2064
…	…	…
9.5000	18.4750	4.0447
9.6000	19.6136	3.9968
9.7000	20.8311	3.9587





$x{\sim}y$ 平面上的相轨线

模型解释

$$\dot{x}(t) = (r - ay)x$$

$$\dot{y}(t) = -(d - bx)y$$

初值 $P_0(x_0', y_0')$

相轨线的方向

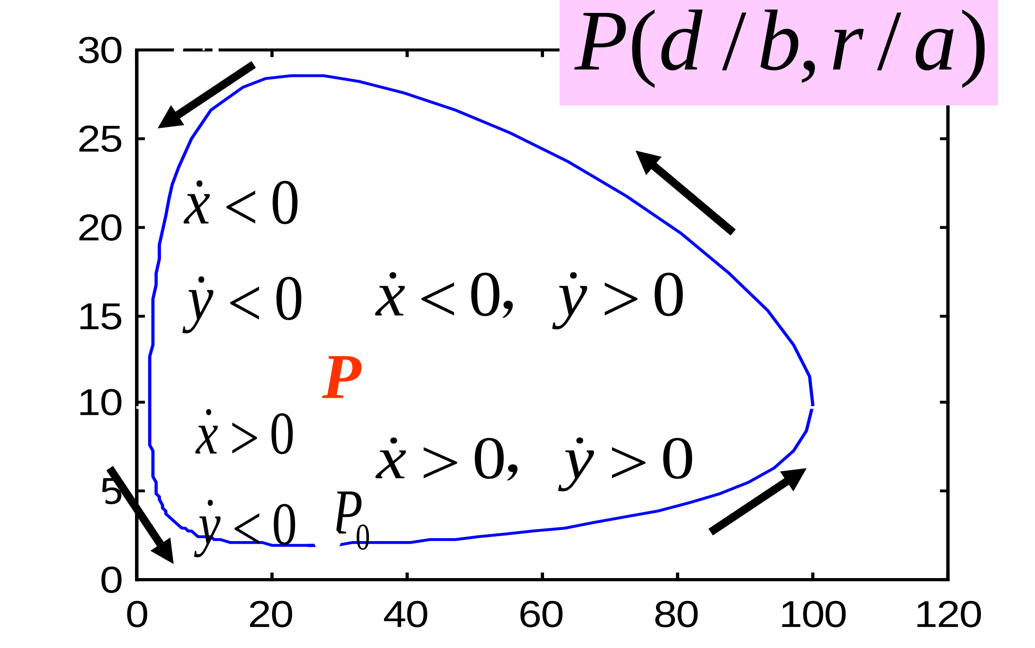
$T_1 : x(t)\uparrow \; y(t)\uparrow$

$T_2 : x(t)\downarrow \; y(t)\uparrow$

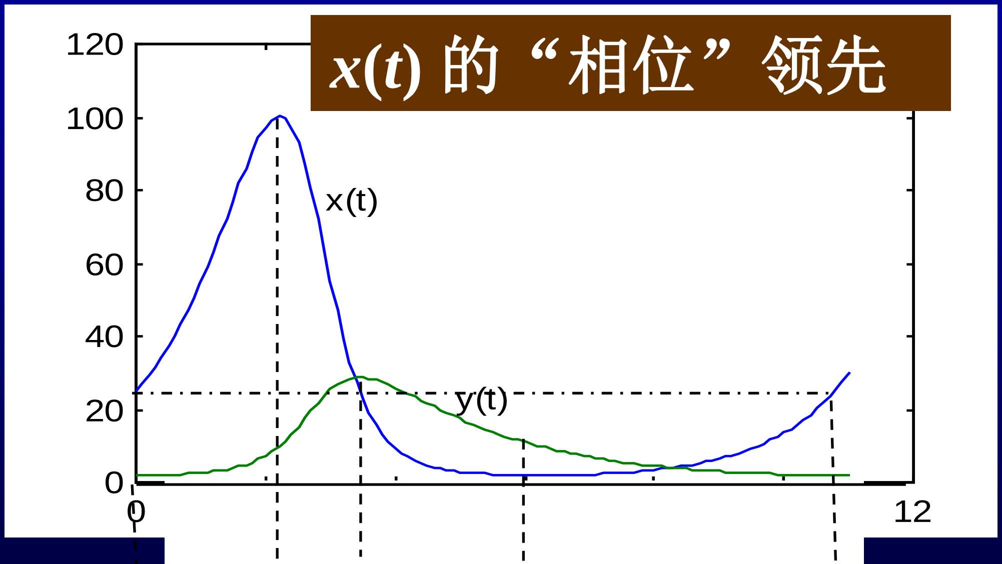
$T_3 : x(t)\downarrow \; y(t)\downarrow$

$T_4 : x(t)\uparrow \; y(t)\downarrow$

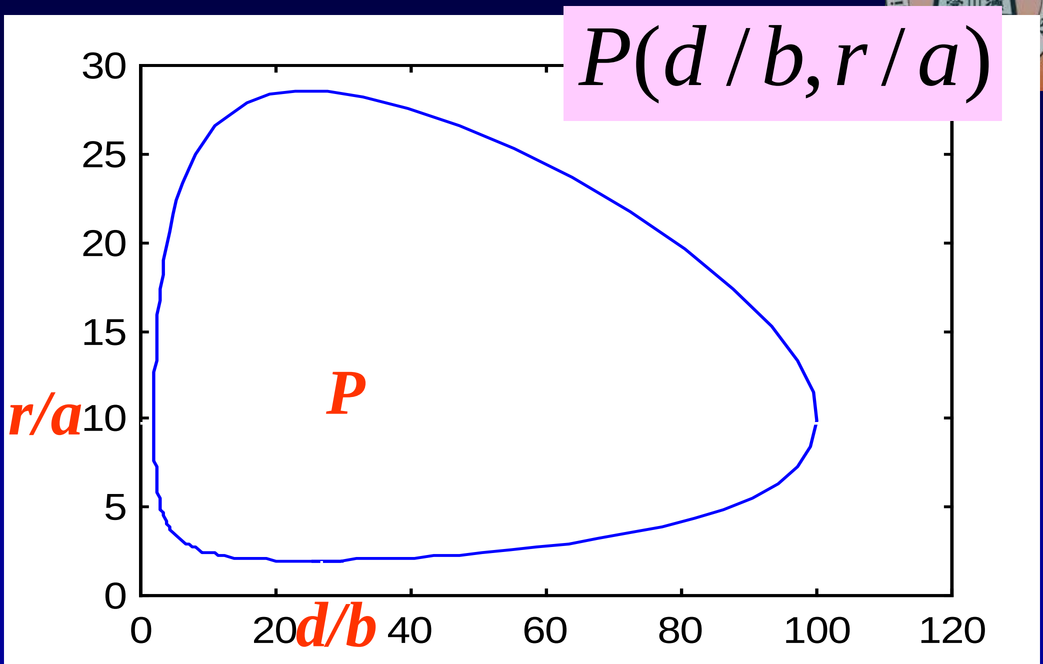
$P(d/b, r/a)$



$x(t)$ 的“相位”领先



模型解释



捕食者数量 $\bar{y} = \dfrac{r}{a}$

r ~食饵增长率

a ~捕食者掠取食饵能力

捕食者数量与r成正比，与a成反比

食饵数量 $\bar{x} = \dfrac{d}{b}$

d ~捕食者死亡率

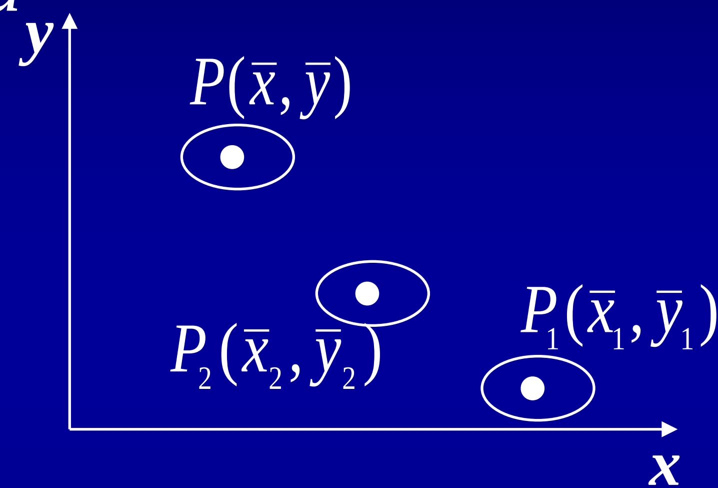
b ~食饵供养捕食者能力

食饵数量与d成正比，与b成反比

一次大战期间地中海渔业的捕捞量下降，

但是其中鲨鱼的比例却在增加，为什么？

自然环境 $P(\bar{x},\bar{y})$ $\bar{x}=d/b, \bar{y}=r/a$



捕捞 $r \to r-\varepsilon_1, d \to d+\varepsilon_1$

$\Rightarrow$ $\bar{x}_1 > \bar{x}, \bar{y}_1 < \bar{y}$ $P \to P_1$

战时捕捞 $r \to r-\varepsilon_2, d \to d+\varepsilon_2, \varepsilon_2 < \varepsilon_1$

$\Rightarrow$ $\bar{x}_2 < \bar{x}_1, \bar{y}_2 > \bar{y}_1$ $P_1 \to P_2$

食饵(鱼)减少，

捕食者(鲨鱼)增加

$P \to P_1$ 还表明：对害虫(食饵)—益虫(捕食者)系统，

使用灭两种虫的杀虫剂，会使害虫增加，益虫减少。

食饵-捕食者模型(Volterra)的缺点与改进

多数食饵—捕食者系统观察不到周期震荡,
而是趋向某个平衡状态, 即存在稳定平衡点

Volterra模型 $\dot{x}(t)=(r-ay)x \quad \dot{y}(t)=-(d-bx)y$

改写 ⟹

$$\dot{x}_1(t)=r_1x_1\left(1-\sigma_1\frac{x_2}{N_2}\right) \qquad \dot{x}_2(t)=r_2x_2\left(-1+\sigma_2\frac{x_1}{N_1}\right)$$

加Logistic项 ⇓

$$\dot{x}_1(t)=r_1x_1\left(1-\frac{x_1}{N_1}-\sigma_1\frac{x_2}{N_2}\right) \qquad \dot{x}_2(t)=r_2x_2\left(-1+\sigma_2\frac{x_1}{N_1}-\frac{x_2}{N_2}\right)$$

有稳定平衡点

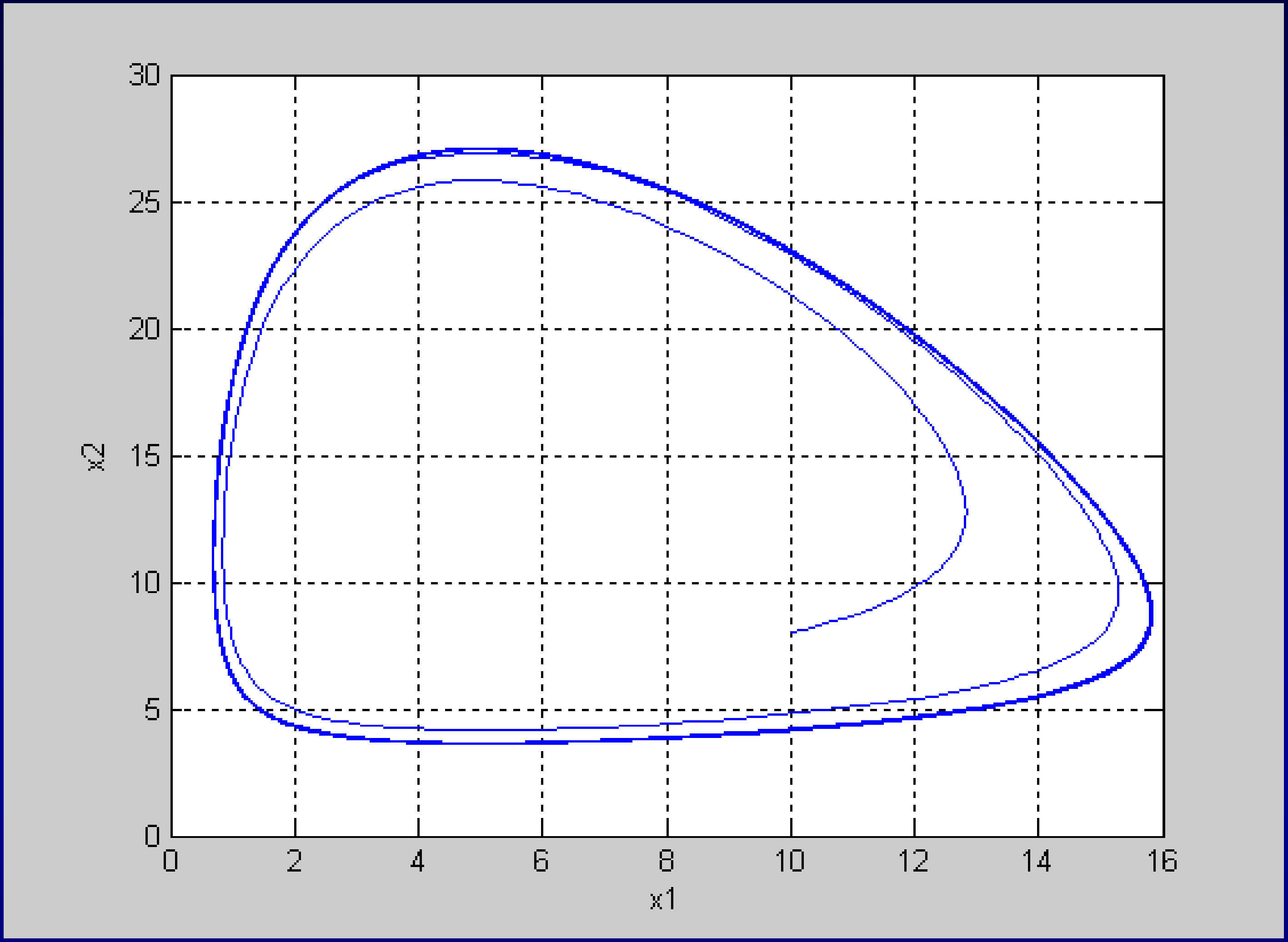
食饵-捕食者模型(Volterra)的缺点与改进

- 相轨线是封闭曲线，结构不稳定——一旦离开某一条闭轨线，就进入另一条闭轨线，不恢复原状。

- 自然界存在的周期性平衡生态系统是结构稳定的，即偏离周期轨道后，内部制约使系统恢复原状。

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1\left(1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{1 + w x_1}\right)$$

$$\dot{x}_2(t) = r_2 x_2\left(-1 + \sigma_2 \frac{x_1}{1 + w x_1}\right)$$



相轨线趋向极限环

r_1=1, N_1=20, σ_1=0.1,

w=0.2, r_2=0.5, σ_2=0.4

⇨ 结构稳定

两种群模型的几种形式

相互竞争

$$\dot{x}_1(t)=r_1x_1\left(1-\frac{x_1}{N_1}-\sigma_1\frac{x_2}{N_2}\right)$$

$$\dot{x}_2(t)=r_2x_2\left(1-\sigma_2\frac{x_1}{N_1}-\frac{x_2}{N_2}\right)$$

相互依存

$$\dot{x}_1(t_1)=r_1x_1\left(\pm 1-\frac{x_1}{N_1}+\sigma_1\frac{x_2}{N_2}\right)$$

$$\dot{x}_2(t)=r_2x_2\left(\pm 1+\sigma_2\frac{x_1}{N_1}-\frac{x_2}{N_2}\right)$$

弱肉强食

$$\dot{x}_1(t)=r_1x_1\left(1-\frac{x_1}{N_1}-\sigma_1\frac{x_2}{N_2}\right)$$

$$\dot{x}_2(t)=r_2x_2\left(-1+\sigma_2\frac{x_1}{N_1}-\frac{x_2}{N_2}\right)$$