



# 第三讲

## 第三讲

- ▶ 主要内容：介绍动物群体的种群模型。

# 单种群模型

# 单种群模型

- ▶ Malthus 模型
- ▶ Logistic 模型
- ▶ 可开发的单种群模型

# 1、Malthus 模型

# 1、Malthus 模型

$p(t)$ —总数       $r(t, p)$ —增长率

# 1、Malthus 模型

$p(t)$ —总数       $r(t, p)$ —增长率

假设  $r$  为常数, 则增长规律为

$$\frac{dp}{dt} = r \cdot p(t) \quad p(x_0) = p_0 \quad (1)$$

$$\Rightarrow \quad p(t) = p_0 e^{r(t-t_0)} \quad \text{Malthus 模型}$$



## 2、Logistic 模型

## 2、Logistic 模型

$$\frac{dp}{dt} = rp - bp^2 \quad (2)$$

Verhulst—比利时生物数学家。

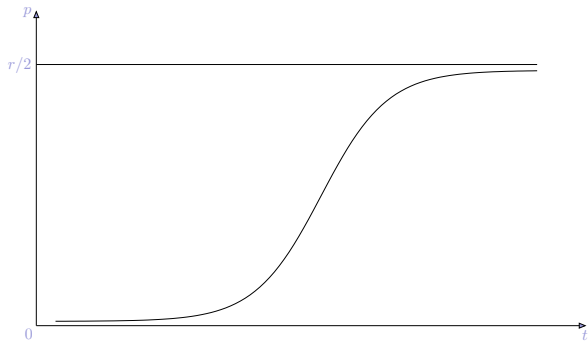
## 2、Logistic 模型

$$\frac{dp}{dt} = rp - bp^2 \quad (2)$$

Verhulst—比利时生物数学家。

$$p(t) = \frac{rp_0}{bp_0 + (r - bp_0)e^{-r(t-t_0)}}$$

$$p(t) \rightarrow \frac{r}{b} \quad (t \rightarrow \infty)$$



(2) 式可以写为更常见的形式

$$\frac{dp}{dt} = rp \left( 1 - \frac{p}{N} \right)$$

(2) 式可以写为更常见的形式

$$\frac{dp}{dt} = rp \left( 1 - \frac{p}{N} \right)$$

用此模型对 1790~1950 年美国人口数量作过预测，误差不超过 2.1%。

### 3、可开发的单种群模型

### 3、可开发的单种群模型

考察一个渔场，希望在有捕捞条件下，持续产量最大



### 3、可开发的单种群模型

考察一个渔场，希望在有捕捞条件下，持续产量最大

模型假设  $p(t), r, N$

### 3、可开发的单种群模型

考察一个渔场，希望在有捕捞条件下，持续产量最大

模型假设  $p(t), r, N$

1. 在无捕捞条件下， $p(t)$  服从 Logistic 模型

$$\frac{dp}{dt} = f(p) = rp \left(1 - \frac{p}{N}\right)$$

### 3、可开发的单种群模型

考察一个渔场，希望在有捕捞条件下，持续产量最大

模型假设  $p(t), r, N$

1. 在无捕捞条件下， $p(t)$  服从 Logistic 模型

$$\frac{dp}{dt} = f(p) = rp \left(1 - \frac{p}{N}\right)$$

2. 单位时间的捕捞量与渔场鱼量成正比，比例系数为  $k$ ，表示单位时间捕捞率。于是

$$h(p) = k \cdot p$$

## 模型建立

记  $F(p) = f(p) - h(p)$ , 则在有捕捞条件下渔场鱼量的增长模型为

$$\frac{dp}{dt} = F(p) = rp \left( 1 - \frac{P}{N} \right) - kp \quad (3)$$

## 模型建立

记  $F(p) = f(p) - h(p)$ , 则在有捕捞条件下渔场鱼量的增长模型为

$$\frac{dp}{dt} = F(p) = rp \left( 1 - \frac{P}{N} \right) - kp \quad (3)$$

**模型讨论** 由问题目标出发, 不需要解出方程, 只需要讨论方程 (3) 的平衡点并分析其稳定性。

平衡点:  $F(p) = 0$

平衡点:  $F(p) = 0$

令  $F(p) = rp \left(1 - \frac{p}{N}\right) - kp = 0$  解得 (3) 的两个平衡点为:

$$p_0 = N \left(1 - \frac{k}{r}\right), \quad p_1 = 0$$

容易算出  $F'(p_0) = k - r$ ,  $F'(p_1) = r - k$ .

平衡点:  $F(p) = 0$

令  $F(p) = rp \left(1 - \frac{p}{N}\right) - kp = 0$  解得 (3) 的两个平衡点为:

$$p_0 = N \left(1 - \frac{k}{r}\right), \quad p_1 = 0$$

容易算出  $F'(p_0) = k - r$ ,  $F'(p_1) = r - k$ .

称平衡点  $p^*$  是稳定的是指: 对方程 (3) 的任一个解  $p = p(t)$ , 恒有  $\lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = p^*$



近似方程:

$$\frac{dp}{dt} = F(p) \doteq F'(p^*)(p - p^*) \quad (4)$$

近似方程:

$$\frac{dp}{dt} = F(p) \doteq F'(p^*)(p - p^*) \quad (4)$$

线性方程 (4) 的一般解为:

$$p(t) = C \cdot e^{F'(p^*)t} + p^*$$

近似方程:

$$\frac{dp}{dt} = F(p) \doteq F'(p^*)(p - p^*) \quad (4)$$

线性方程 (4) 的一般解为:

$$p(t) = C \cdot e^{F'(p^*)t} + p^*$$

于是有结论

若  $F'(p^*) < 0$ , 则  $p^*$  是稳定平衡点;

若  $F'(p^*) > 0$ , 则  $p^*$  不是稳定平衡点。

由于  $F'(p_0) = k - r$ ,  $F'(p_1) = r - k$ , 所以

- ▶ 当  $k < r$  时,  $F'(p_0) < 0$ ,  $F'(p_1) > 0 \Rightarrow p_0$  是稳定平衡点,  $p_1$  不是;
- ▶ 当  $k > r$  时,  $F'(p_0) > 0$ ,  $F'(p_1) < 0 \Rightarrow p_0$  不是稳定平衡点,  $p_1$  是。

## 结果分析

## 结果分析

捕捞适度( $k < r$ ),可使渔场产量稳定在  $p_0 = N(1 - \frac{k}{r})$ , 从而获得持续产量  $h(p_0) = kp_0$ 。而当捕捞过度 ( $k > r$ ) 时, 渔场产量将减至  $p_1 = 0$ , 从而是不可持续的, 破坏性捕捞。

## 结果分析

捕捞适度( $k < r$ ),可使渔场产量稳定在  $p_0 = N(1 - \frac{k}{r})$ , 从而获得持续产量  $h(p_0) = kp_0$ 。而当捕捞过度 ( $k > r$ ) 时, 渔场产量将减至  $p_1 = 0$ , 从而是不可持续的, 破坏性捕捞。

## 进一步讨论

## 结果分析

捕捞适度( $k < r$ ),可使渔场产量稳定在  $p_0 = N(1 - \frac{k}{r})$ , 从而获得持续产量  $h(p_0) = kp_0$ 。而当捕捞过度 ( $k > r$ ) 时, 渔场产量将减至  $p_1 = 0$ , 从而是不可持续的, 破坏性捕捞。

## 进一步讨论

如何控制捕捞强度  $k$  使得持续产量最大?



## 结果分析

捕捞适度( $k < r$ ),可使渔场产量稳定在  $p_0 = N(1 - \frac{k}{r})$ , 从而获得持续产量  $h(p_0) = kp_0$ 。而当捕捞过度 ( $k > r$ ) 时, 渔场产量将减至  $p_1 = 0$ , 从而是不可持续的, 破坏性捕捞。

## 进一步讨论

如何控制捕捞强度  $k$  使得持续产量最大?

$$h(p_0) = kp_0 = N \left(1 - \frac{k}{r}\right) \cdot k \triangleq h(k)$$

$$h'(k) = N \left(1 - \frac{2k}{r}\right) = 0 \Rightarrow k_m = \frac{r}{2}$$

$$\text{对应的 } h_m = \frac{r}{2}N \left(1 - \frac{1}{2}\right) = \frac{rN}{4}, \quad p_m = \frac{N}{2}。$$

**结论** 控制捕捞强度  $k = \frac{r}{2}$ , 使渔场产量保持在最大鱼量  $N$  的一半时, 可以获得最大的持续产量。

# 多种群模型

# 多种群模型

先介绍一些微分方程定性理论中的结论

# 多种群模型

先介绍一些微分方程定性理论中的结论  
称方程组

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = Q(x, y) \end{cases} \quad (5)$$

为平面自治系统

## 二元方程组

$$\begin{cases} P(x, y) = 0 \\ Q(x, y) = 0 \end{cases}$$

的根称为方程组 (5) 的奇点。设  $(x^*, y^*)$  是 (5) 的一个孤立奇点, 将  $P(x, y)$ ,  $Q(x, y)$  在  $(x^*, y^*)$  附近展开, 略去高阶项, 可得近似线性系统:

## 二元方程组

$$\begin{cases} P(x, y) = 0 \\ Q(x, y) = 0 \end{cases}$$

的根称为方程组 (5) 的奇点。设  $(x^*, y^*)$  是 (5) 的一个孤立奇点, 将  $P(x, y)$ ,  $Q(x, y)$  在  $(x^*, y^*)$  附近展开, 略去高阶项, 可得近似线性系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_{11}x + a_{12}y \\ \frac{dy}{dt} = a_{21}x + a_{22}y \end{cases} \quad (6)$$

$$\begin{aligned} \text{其中 } a_{11} &= \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} & a_{12} &= \frac{\partial P}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \\ a_{21} &= \frac{\partial Q}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} & a_{22} &= \frac{\partial Q}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \end{aligned}$$

$(0,0)$  点是 (6) 的奇点, 设  $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$  的特征根为  $\lambda_1, \lambda_2$ , 则有以下结论:



$(0,0)$  点是 (6) 的奇点, 设  $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$  的特征根为  $\lambda_1, \lambda_2$ , 则有以下结论:

1.  $\lambda_1, \lambda_2$  是同号实数:

$\lambda_i < 0 \Rightarrow (0,0)$  是稳定点;  $\lambda_i > 0 \Rightarrow (0,0)$  不稳定。

$(0,0)$  点是 (6) 的奇点, 设  $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$  的特征根为  $\lambda_1, \lambda_2$ , 则有以下结论:

1.  $\lambda_1, \lambda_2$  是同号实数:

$\lambda_i < 0 \Rightarrow (0,0)$  是稳定点;  $\lambda_i > 0 \Rightarrow (0,0)$  不稳定。

2.  $\lambda_1, \lambda_2$  是异号实数, 则  $(0,0)$  不是稳定点, 称为鞍点。

$(0,0)$  点是 (6) 的奇点, 设  $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$  的特征根为  $\lambda_1, \lambda_2$ , 则有以下结论:

1.  $\lambda_1, \lambda_2$  是同号实数:

$\lambda_i < 0 \Rightarrow (0,0)$  是稳定点;  $\lambda_i > 0 \Rightarrow (0,0)$  不稳定。

2.  $\lambda_1, \lambda_2$  是异号实数, 则  $(0,0)$  不是稳定点, 称为鞍点。

3.  $\lambda_1, \lambda_2$  是共轭复数:  $\lambda_{1,2} = a \pm bi$

$a < 0 \Rightarrow (0,0)$  是稳定点;  $a > 0 \Rightarrow (0,0)$  不稳定。

# 弱肉强食模型

# 弱肉强食模型

1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922
11.9	<u>21.4</u>	<u>22.1</u>	<u>21.2</u>	<u>36.4</u>	<u>27.3</u>	16.0	15.9	14.8

# Volterra 模型

# Volterra 模型

食饵数量  $x_1(t)$ , 捕食者数量  $x_2(t)$

# Volterra 模型

食饵数量  $x_1(t)$ , 捕食者数量  $x_2(t)$

第一步: 只考虑食饵。假定大海的资源非常丰富, 食饵之间不存在竞争, 则  $x_1(t)$  将以固有增长率  $r_1$  的速度无限增长, 即:

$$\dot{x}_1 = r_1 x_1$$



# Volterra 模型

食饵数量  $x_1(t)$ , 捕食者数量  $x_2(t)$

第一步：只考虑食饵。假定大海的资源非常丰富，食饵之间不存在竞争，则  $x_1(t)$  将以固有增长率  $r_1$  的速度无限增长，即：

$$\dot{x}_1 = r_1 x_1$$

第二步：考虑到捕食者的存在，食饵的增长将受到限制，设降低的速度与捕食者数量成正比

$$\dot{x}_1(t) = x_1(r_1 - \alpha_1 x_2) \triangleq f(x_1, x_2) \quad (7)$$

比例系数  $\alpha_1$  反映捕食者的捕食能力。

第三步：捕食者离开食饵无法生存，设其自然死亡率为  $r_2(>0)$ ，则  $\dot{x}_2/x_2 = -r_2$ 。而食饵为它提供食物的作用相当于使死亡率降低，促进了其增长。设这个作用与食饵数量成正比，于是：

$$\frac{\dot{x}_2}{x_2} = -r_2 + \alpha_2 x_1$$

$$\therefore \dot{x}_2 = x_2(-r_2 + \alpha_2 x_1) \triangleq g(x_1, x_2) \quad (8)$$

比例系数  $\alpha_2$  反映食饵对捕食者的供养能力。

第三步：捕食者离开食饵无法生存，设其自然死亡率为  $r_2(>0)$ ，则  $\dot{x}_2/x_2 = -r_2$ 。而食饵为它提供食物的作用相当于使死亡率降低，促进了其增长。设这个作用与食饵数量成正比，于是：

$$\frac{\dot{x}_2}{x_2} = -r_2 + \alpha_2 x_1$$

$$\therefore \dot{x}_2 = x_2(-r_2 + \alpha_2 x_1) \triangleq g(x_1, x_2) \quad (8)$$

比例系数  $\alpha_2$  反映食饵对捕食者的供养能力。

方程 (7)、(8) 表示在正常的情况下，两类鱼相互之间的影响关系。

容易得到方程组 (7) 、 (8) 的平衡点为

$$P_0 \left( \frac{r_2}{\alpha_2}, \frac{r_1}{\alpha_1} \right), \quad P_1(0, 0)$$

容易得到方程组 (7)、(8) 的平衡点为

$$P_0 \left( \frac{r_2}{\alpha_2}, \frac{r_1}{\alpha_1} \right), \quad P_1(0, 0)$$

仍用线性化的方法研究平衡点的稳定性。

$$f_{x_1} = r_1 - \alpha_1 x_2, \quad f_{x_2} = -\alpha_1 x_1$$

$$g_{x_1} = \alpha_2 x_2, \quad g_{x_2} = -r_2 + \alpha_1 x_1$$

对于  $P_1(0,0)$  点:  $a_{11} = r_1$ ,  $a_{12} = 0$ ,  $a_{21} = 0$ ,  $a_{22} = -r_2$   
 $\Rightarrow \lambda_1 = r_1$ ,  $\lambda_2 = -r_2$   
 $\Rightarrow$  两个特征根为异号实数, 故  $P_1(0,0)$  点不稳定。

对于  $P_1(0,0)$  点:  $a_{11} = r_1, a_{12} = 0, a_{21} = 0, a_{22} = -r_2$   
 $\Rightarrow \lambda_1 = r_1, \lambda_2 = -r_2$   
 $\Rightarrow$  两个特征根为异号实数, 故  $P_1(0,0)$  点不稳定。

对于  $P_0\left(\frac{r_2}{\alpha_2}, \frac{r_1}{\alpha_1}\right)$ :  
 $a_{11} = 0, a_{12} = -\frac{\alpha_1 r_2}{\alpha_2}, a_{21} = \frac{\alpha_2 r_1}{\alpha_1}, a_{22} = 0$

对于  $P_1(0,0)$  点:  $a_{11} = r_1, a_{12} = 0, a_{21} = 0, a_{22} = -r_2$   
 $\Rightarrow \lambda_1 = r_1, \lambda_2 = -r_2$   
 $\Rightarrow$  两个特征根为异号实数, 故  $P_1(0,0)$  点不稳定。

对于  $P_0\left(\frac{r_2}{\alpha_2}, \frac{r_1}{\alpha_1}\right)$ :

$$a_{11} = 0, a_{12} = -\frac{\alpha_1 r_2}{\alpha_2}, a_{21} = \frac{\alpha_2 r_1}{\alpha_1}, a_{22} = 0$$

特征方程为

$$\lambda^2 + r_1 r_2 = 0$$



到相空间中去分析相轨线的圆形，在（7）、（8）中消去  $dt$  得：

$$\frac{dx_1}{dx_2} = \frac{x_1(r_1 - \alpha_1 x_2)}{x_2(-r_2 + \alpha_2 x_1)}$$

到相空间中去分析相轨线的圆形，在 (7)、(8) 中去  $dt$  得：

$$\frac{dx_1}{dx_2} = \frac{x_1(r_1 - \alpha_1 x_2)}{x_2(-r_2 + \alpha_2 x_1)}$$

$$\Rightarrow \frac{-r_2 + \alpha_2 x_1}{x_1} dx_1 = \frac{r_1 + \alpha_1 x_2}{x_2} dx_2$$

$$\Rightarrow -r_2 \ln x_1 + \alpha_2 x_1 = r_1 \ln x_2 - \alpha_1 x_2 + C_1$$

$$\Rightarrow (x_1^{r_2} \cdot e^{-\alpha_2 x_1}) \cdot (x_2^{r_1} \cdot e^{-\alpha_1 x_2}) = C$$

定理 当  $x_1, x_2 > 0$  时, 方程

$$(x_1^{r_2} \cdot e^{-\alpha_2 x_1}) \cdot (x_2^{r_1} \cdot e^{-\alpha_1 x_2}) = C \quad (9)$$

定义了一族封闭曲线。

定理 当  $x_1, x_2 > 0$  时, 方程

$$(x_1^{r_2} \cdot e^{-\alpha_2 x_1}) \cdot (x_2^{r_1} \cdot e^{-\alpha_1 x_2}) = C \quad (9)$$

定义了一族封闭曲线。

此封闭轨线的方向为逆时针方向 (由导数符号确定)

定理 当  $x_1, x_2 > 0$  时, 方程

$$(x_1^{r_2} \cdot e^{-\alpha_2 x_1}) \cdot (x_2^{r_1} \cdot e^{-\alpha_1 x_2}) = C \quad (9)$$

定义了一族封闭曲线。

此封闭轨线的方向为逆时针方向 (由导数符号确定)

当  $C$  从  $M_1 M_2$  变小而趋于零时, 轨线是一族以平衡点  $P_0$  为中心, 越来越扩展的封闭曲线。

封闭轨线对应着方程(9)的周期解  $x_1 = x_1(t)$ ,  $x_2 = x_2(t)$ , 所以  $P_0$  是不稳定的, 我们用一个周期内的平均值作为食饵与捕食者的近似值。

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{T} \int_0^T x_1(t) dt = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{\alpha_2} \left( r_2 + \frac{\dot{x}_2}{x_2} \right) dt = \frac{r_2}{\alpha_2} = x_1^0$$

$$\bar{x}_2 = \frac{1}{T} \int_0^T x_2(t) dt = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{\alpha_1} \left( r_1 - \frac{\dot{x}_1}{x_1} \right) dt = \frac{r_1}{\alpha_1} = x_2^0$$

## 模型解释

## 模型解释

1. 捕食者死亡率的下降 ( $r_2 \searrow$ ) 或食饵对捕食者的供养能力的增加 ( $\alpha_2 \nearrow$ ) 都将导致食饵的减少 ( $\bar{x}_1 \searrow$ ) ;



## 模型解释

1. 捕食者死亡率的下降 ( $r_2 \searrow$ ) 或食饵对捕食者的供养能力的增加 ( $\alpha_2 \nearrow$ ) 都将导致食饵的减少 ( $\bar{x}_1 \searrow$ ) ;
2. 食饵增长率的下降 ( $r_1 \searrow$ ) 或捕食者的掠食能力的增加 ( $\alpha_1 \nearrow$ ) 都将导致捕食者数量的减少 ( $\bar{x}_2 \searrow$ ) ;

## 模型解释

1. 捕食者死亡率的下降 ( $r_2 \searrow$ ) 或食饵对捕食者的供养能力的增加 ( $\alpha_2 \nearrow$ ) 都将导致食饵的减少 ( $\bar{x}_1 \searrow$ ) ;
2. 食饵增长率的下降 ( $r_1 \searrow$ ) 或捕食者的掠食能力的增加 ( $\alpha_1 \nearrow$ ) 都将导致捕食者数量的减少 ( $\bar{x}_2 \searrow$ ) ;
3. 周期性可以解释为当食用鱼大量增加时, 鲨鱼由于有了丰富的食物而大量增加, 从而大量的食用鱼被吞吃, 数量急剧减少, 反过来造成鲨鱼的减少, 而鲨鱼的减少又促使食用鱼大量增加, 如此循环往复, 形成周期性。

下面用这个模型解释为什么战争时期捕捞量下降有利于鲨鱼繁殖的问题。

下面用这个模型解释为什么战争时期捕捞量下降有利于鲨鱼繁殖的问题。

设表示捕捞能力的系数为  $e$ ，则相当于食饵的自然增长率由  $r_1$  下降为  $r_1 - e$ ，捕食者的死亡率由  $r_2$  增加为  $r_2 + e$ 。用  $y_1(t)$  和  $y_2(t)$  表示这种情况下食饵和捕食者的数量，平均数量为

$$\bar{y}_1 = \frac{r_2 + e}{\alpha_2}, \quad \bar{y}_2 = \frac{r_1 - e}{\alpha_1}$$

下面用这个模型解释为什么战争时期捕捞量下降有利于鲨鱼繁殖的问题。

设表示捕捞能力的系数为  $e$ ，则相当于食饵的自然增长率由  $r_1$  下降为  $r_1 - e$ ，捕食者的死亡率由  $r_2$  增加为  $r_2 + e$ 。用  $y_1(t)$  和  $y_2(t)$  表示这种情况下食饵和捕食者的数量，平均数量为

$$\bar{y}_1 = \frac{r_2 + e}{\alpha_2}, \quad \bar{y}_2 = \frac{r_1 - e}{\alpha_1}$$

于是， $\bar{y}_1$  关于  $e \nearrow$ ， $\bar{y}_2$  关于  $e \searrow$ 。捕捞的越多，则食用鱼数量增加，这样，Volterra 模型便解释了 D'Ancona 提出的问题。